RICHARD GOLDSCHMIDT

EINFÜHRUNG IN DIE VERERBUNGSWISSENSCHAFT

LEIPZIG W. ENGELMANN

MBL/WHOI
0 0301 0011593 7

E.L. MARK

G 686

EINFÜHRUNG IN DIE VERERBUNGS-WISSENSCHAFT

IN ZWANZIG VORLESUNGEN FÜR STUDIERENDE, ÄRZTE, ZÜCHTER

VON

DR. RICHARD GOLDSCHMIDT
A. O. PROFESSOR DER ZOOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

MIT 161 ABBILDUNGEN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1911

COPYRIGHT 1911 BY WILHELM ENGELMANN, LEIPZIG.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY
WOODS HOLE
LIBRARY
MASS.

Vorwort.

Vorliegendes Buch ist, wie schon seine Form besagt, aus Universitätsvorlesungen hervorgegangen. Es hat sich zum Ziel gesetzt, die erste Einführung in ein Gebiet der Biologie zu vermitteln, das heute wohl im Mittelpunkt des Interesses steht und in gleicher Weise für den Zoologen und Botaniker, wie für den Arzt, den praktischen Züchter, den Anthropologen und Sociologen bedeutungsvoll erscheint. Die vielen Berührungspunkte, die die Vererbungslehre mit so verschiedenen Wissensgebieten hat, erfordern es, daß ihre Darstellung dem auch Rechnung trägt. Trotzdem wurde, wo es irgend anging, das zoologische Material in den Vordergrund gestellt, wenn ich mich auch bemühte, der führenden botanischen Schwesterwissenschaft nach Kräften gerecht zu werden.

Seinem Charakter als Einführung entsprechend, bietet das Buch keineswegs eine vollständige Materialsammlung des behandelten Gebietes, sondern eine geeignete Auswahl, die aber wohl alle wesentlichen Tatsachen wenigstens an einem Beispiel illustriert. Ebenso wurde speziell in dem die Variation behandelnden Teil auf ausführliche Darstellung der Methodik verzichtet, von der nur das elementarste kurz mitgeteilt ist. Das konnte um so besser geschehen, als sie in Johannsens Elementen der exakten Erblichkeitslehre eine meisterhafte und unübertreffliche Darstellung erfuhr. Mir kam es vor allem darauf an, das biologische Tatsachenmaterial in logischer Verknüpfung zu geben.

Auf einem Gebiet, in dem alles so in Fluß ist, wie es bei der Vererbungslehre der Fall ist, ist es nicht leicht möglich, das Tatsachenmaterial vollständig objektiv vorzuführen. Seine Verknüpfung zu einem Ganzen erfordert es, daß zu allgemeineren Problemen in bestimmter Weise Stellung genommen wird. So fehlt auch in den folgenden Vorlesungen hier und dort ein subjektiver Zug nicht; wenn

die dabei zutage tretenden Anschauungen nicht immer mit den augenblicklich herrschenden übereinstimmen, so dürften doch auch die entgegengesetzten Auffassungen stets objektiv hervortreten. Der Fachmann, der das Buch in die Hand bekommen sollte, wird außerdem hie und da sowohl Tatsachen finden, die eigenen im Gang befindlichen Untersuchungen entstammen, wie auch neue Interpretationen der Befunde anderer.

Wieviel die Darstellung des Mendelismus dem Standardwerk der modernen Bastardforschung, Batesons Mendels Principles of Heredity, verdankt, braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden. Ich habe mich in diesem Kapitel bemüht, möglichst häufig die wirklichen Zahlenangaben für die vorgeführten Beispiele zu geben, so daß der Leser selbst die Richtigkeit der Interpretationen kontrollieren kann. Es wurde ferner in Anlehnung an einen Vorschlag Langs versucht, eine einheitliche Schreibweise der Buchstabensymbole durchzuführen, die von den Autoren bald dieser, bald jener Sprache entlehnt werden. Es wurden stets die Anfangsbuchstaben der lateinischen Bezeichnung der betrachteten Eigenschaft gewählt, die sich ohnedies oft mit sonst benutzten Symbolen decken.

Es ist mir schließlich eine angenehme Pflicht, allen denen zu danken, die mich bei der Arbeit unterstützten, vor allem mir durch Überlassung von Werken aus ihrer Bibliothek vielen Zeitaufwand ersparten, nämlich den Herren Proff. Doflein, Göbel, Hertwig, Maas, Neresheimer, Poll, Semon. Besonderen Dank schulde ich endlich meinem Verleger Herrn Wilhelm Engelmann für sein liebenswürdiges Eingehen auf alle meine Wünsche.

München, den 1. Mai 1911.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung.

A. Darwin und seine Nachfolge 1

B. Die Zelle als materielles Substrat der Vererbungserscheinungen.

1. Die mitotische Zellteilung 6
2. Der Kern als Vererbungssitz.
   a. Die Chromosomen als Vererbungsträger 9
   b. Die qualitative Verschiedenheit der Chromosomen . . . 14

II. Die Variabilität.

A. Die Tatsachen der Variabilität.

1. Das Queteletsche Gesetz 18
2. Die graphische Darstellung der Variabilität 25
3. Das Maß der Variabilität 29

B. Die Ursachen der Variabilität.

1. Die Ableitung aus dem Gaußschen Fehlergesetz 32
2. Beziehungen zwischen den Veränderungen äußerer Bedingungen und der Variabilität.
   a. Biologisch-statistische Tatsachen.
      α. Lebenslagevariation 36
      β. Geographische und klimatische Variation 40
   b. Experimentelles Studium der Variabilität.
      α. Der Einfluß von Außenfaktoren auf variable Merkmale 43
         aa. Experimentelle Beeinflussung der Variationskurve 52
         bb. Künstliche Erhöhung und Verminderung der Variabilität 57
      β. Der Einfluß der Amphimixis auf die Variabilität . . 64
      γ. Die inneren Variabilitätsfaktoren 65

C. Die Bedeutung der statistischen Methode für die Variabilitätslehre.

1. Ihre Anwendung auf biologische Probleme.
   a. Homogame Vermehrung 73
   b. Korrelation 74
   c. Zuchtwahl 80
   d. Art- und Rassenfragen 82

34550

Seite

2. Die Grenzen der Methode.
   a. Die mehrgipfligen Kurven und ihre Bedeutung . . . 87

D. Galtons Gesetz vom Rückschlag und Ahnenerbe.

1. Galtons Begründung 97
2. Statistische und biologische Gesetze 110
3. Johannsens Kritik des Gesetzes 114

E. Die Selektion in Population und reinen Linien.

1. Johannsens Studien. 117
2. Die Tatsachen aus der züchterischen Praxis und dem Tierreich 123

III. Die Mutation.

A. Die natürlichen Sports.

1. Natur- und Kulturmutanten im Pflanzenreich 137
2. Natur- und Kulturmutanten im Tierreich. 146
3. Individualpotenz und Mutation 153
4. Die Knospenmutationen. 155

B. Das experimentelle Studium der Mutation.

1. Die Oenotheramutanten 156
2. Die Zahl der Mutanten und ihre Aussichten 161
3. Die Ursache der Mutation 164
   a. Biologische Tatsachen 165
   b. Experimentelle Erzeugung von Mutanten 166
   c. Mutation und Bastardierung 170
4. Die Entfernung der Mutanten von der Stammform.
   a. Mutation und extreme Variation 174
   b. Mutation und kontinuierliche Variation.
      α. Die erblichen Fluktuationen 177
      β. Nichterbliche diskontinuierliche Varianten 179
      γ. Erbliche Varianten und Biotypen. 180
      δ. Mutation, Variation und Darwinismus 183

IV. Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften.

A. Darwinismus und Lamarckismus 185

B. Soma und Keimplasma.

1. Weismanns Lehre als Ausgang der Fragestellung.
   a. Determinantenlehre und Keimplasma 186
   b. Die Keimbahn 189
2. Wechselwirkung zwischen Soma und Keimplasma.
   a. Die sekundären Geschlechtscharaktere 192

Seite

b. Die Möglichkeit der Leitung vom Soma zu den Geschlechtszellen.
α. Übertragung von Zelle zu Zelle 196
β. Transplantationsversuche 198

C. Die Möglichkeit des Übergangs neuer Erbeigenschaften vom Soma zum Keimplasma.
1. Erwerbungen durch Gebrauch und Nichtgebrauch 201
2. Die Instinktvariationen 203
3. Die Lebenslagevariation 208

D. Vererbung erworbener Eigenschaften und Mutation.
1. Die Parallelinduktion 222
2. Nachwirkung, Reizsummation und Vererbung 224

E. Telegonie 227

V. Die Bastardierung als Mittel zur Analyse der Erblichkeit.

A. Die ältere Bastardforschung 229

B. Mendelismus.
1. Mendels Untersuchungen und die Zahlenkonsequenzen des Spaltungsgesetzes 234
2. Die Ergebnisse der Mendelistischen Forschung.
a. Die Dominanzregel.
α. Die reine Dominanz und ihr Wesen 246
β. Unvollständige, fluktuierende und wechselnde Dominanz 249
γ. Das intermediäre Verhalten 254
δ. Die Mosaikbastarde 256
ε. Die Ursachen der Dominanz, ihre Erforschung im biologischen und entwicklungsmechanischen Experiment 259
b. Das Spaltungsgesetz . . . . . .
α. Einfache Fälle von Mono- und Dihybridismus.
αα. Mono- und Dihybridismus mit Dominanz und mit intermediärem Verhalten 265
ββ. Die Xenien 277
γγ. Mendelspaltung beim Menschen 282
β. Das Auftreten von Neuheiten nach Bastardierung. 288
αα. Neuheiten durch Neukombination von Eigenschaften 284
ββ. Neuheiten durch Bedingtsein einer Eigenschaft durch mehrere Faktoren 290
γγ. Neuheiten durch epistatische Beeinflussung . . 296

Seite

δδ. Neuheiten durch heterozygote Mosaikbildung . 299
εε. Neuheiten durch geschlechtliche Latenz 301
γ. Das Nilsson-Ehlesche Prinzip 305
δ. Gametische Korrelation.
αα. Gametenkoppelung 307
ββ. Falscher Allelomorphismus 309
γγ. Geschlechtsbegrenzte Vererbung 312
c. Die Analyse der Erbfaktoren und die Erbformeln . . 313
d. Die Reinheit der Gameten 317
3. Die Frage der konstanten Bastardformen.
a. Art- und Varietätsbastarde 320
b. Differenz reziproker Kreuzungen 324
c. Reinzüchtende Bastarde im Pflanzen- und Tierreich und ihre mendelistische Erklärung 329
d. Der Weg zum Nachweis konstanter Bastardformen . 341
4. Bastardforschung und Artbildungsprobleme 343
a. Die Merkmalskombination 344
b. Die Heterozygotie von Mutanten und ihre Bedeutung . 345

C. Die Biologie der Bastarde.

1. Das Luxurieren 349
2. Die Unfruchtbarkeit 350

D. Pfropfbastarde und Chimaeren 351

E. Die cellulären Grundlagen der Bastardlehre.

1. Die Bedeutung der Zytologie für die Vererbungslehre . . 365
2. Die Tatsachen des Verhaltens der Chromosomen in den Geschlechtszellen 367
3. Die Chromosomen und Mendels Spaltungsgesetz 374
4. Die Möglichkeit, aus dem Vererbungsexperiment celluläre Schlüsse zu ziehen 383

VI. Das Problem der Geschlechtsbestimmung.

A. Das Zahlenverhältnis der Geschlechter und seine Ursache 384

1. Der mendelistische Lösungsversuch.
a. Die sekundären Geschlechtscharaktere in ihrer Beziehung zum Problem.
α. Primäre und sekundäre Geschlechtscharaktere und ihr Wechselverhältnis 387
β. Der Gynandromorphismus 390
γ. Der Geschlechtsdimorphismus 391
b. Das Geschlecht als solches im Bastardexperiment . . 394
c. Die geschlechtsbegrenzte Vererbung 396

Seite

d. Die cytologische Seite des Problems.
α. Das Tatsächliche der Geschlechtschromosomen . . 402
β. Die Funktion der Geschlechtschromosomen bei der Geschlechtsbestimmung 407
γ. Geschlechtschromosomen und geschlechtsbegrenzte Vererbung 411
e. Geschlechtsbestimmung und Hermaphroditismus . . . 421
2. Der Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung.
a. Die Möglichkeit der metagamen Bestimmung 429
b. Die Möglichkeit der syngamen Bestimmung 431
c. Die Möglichkeit der progamen Bestimmung 435

B. Der Wechsel parthenogenetischer und zweigeschlechtiger Generationen und seine Bedeutung.
1. Die Versuche an Daphniden 443
2. Die Versuche an Rotatorien und Aphiden 449
3. Das Wesen der in Betracht gezogenen Außenfaktoren . . 451

C. Der Wechsel ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Vermehrung 452

Literaturverzeichnis 455

Sachregister 491

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

Erste Vorlesung.

Der Begriff der Genetik. Die Zelle als materielles Substrat der Vererbungserscheinungen.

Die Biologie stand in den letzten 50 Jahren, der Zeit ihres größten Aufschwungs, unter dem alles überragenden Einfluß jenes großen Gedanken- und Tatsachengebäudes, das man in seiner Gesamtheit als die Abstammungslehre bezeichnet. Durch die geniale Begründung und Ausarbeitung, die ihr Darwin gegeben hatte, wurde sie befähigt, in kürzester Zeit sich die gesamte Biologie zu erobern und ihre Gesichtspunkte zum Leitstern aller weiteren Forschungen zu machen. So wurde die zweite Hälfte des vorigen Jahrhunderts in allen Disziplinen unserer Wissenschaft ein darwinistisches Zeitalter. Systematik und vergleichende Anatomie, Entwicklungsgeschichte, Tiergeographie und allgemeine Biologie, Anthropologie und zum Teil sogar die Physiologie entnahmen die entscheidenden Gesichtspunkte für ihre Forscherarbeit jener Lehre. Und nicht zu ihrem Schaden, denn die Kenntnisse, die in jener Zeit dem Bestand der Wissenschaft zugefügt wurden und die unabhängig von dem jeweiligen Gesichtspunkte der Betrachtung ihren dauernden Tatsachenwert besitzen, sind von bewundernswertem Umfange. Gewiß hatte diese Entwicklung auch ihre Schattenseiten; wie jede große und fruchtbare Idee, so hatte auch die Abstammungslehre ein gutes Teil ihres Wesens der schöpferischen Phantasie zu verdanken. Und so wiederholte sich auch hier das, was uns die Geschichte der Menschheit bei jeder großen geistigen Bewegung bemerken läßt: der entfesselte Strom überschreitet seine Grenzen. Es kam die Sturm- und Drangzeit unserer Wissenschaft, die erweckte Phantasie hielt vielfach nicht die ihr gesteckten Grenzen ein, Theorien bekamen den Wert von Tatsachen, Umschreibungen durften als wissenschaftliche Erklärungen gelten. Und nun folgt wie immer die Ernüchterung und mit ihr die Rückkehr zum

Ausgangspunkt. Darwin selbst war in jenen Wirbel, der besonders die deutsche Wissenschaft erfaßt hatte, nicht mit hineingezogen worden. Er blieb bei der vorsichtigen Prüfung seiner Gedanken durch möglichst gründliche Versuche. Und wenn wir jetzt uns wieder daran machen, die Grundlagen der Abstammungslehre exakt zu erforschen, ehe der weitere Aufbau in Betracht kommt, so bedeutet das eine Fortführung von Darwins Lebenswerk in dessen ureigenstem Sinn.

Im Mittelpunkt der Abstammungslehre steht die Annahme der Veränderlichkeit der Art: die uns als konstant erscheinenden Tier- und Pflanzenformen sind es nicht, sondern unterliegen der Möglichkeit der Umwandlung und Weiterentwicklung zu anderen Formen. Nach Darwins Annahme hat diese Veränderlichkeit zur Grundlage die Tatsache, daß die verschiedenen Individuen einer Tierart nicht völlig wesensgleich sind, sondern in kleinen Merkmalen sich von einander unterscheiden, daß sie variieren. Das Lebewesen ist aber im allgemeinen seiner Umgebung angepaßt. Beziehen sich nun die Variationen auf Eigenschaften, die für das Angepaßtsein von Bedeutung sind, so können sich geringfügige Veränderungen für den Organismus nützlich oder schädlich erweisen. Träger schädlicher Eigenschaften, also schlecht angepaßte Varianten, werden aber nach Darwin durch die natürliche Zuchtwahl, die nur Brauchbarem den Bestand ermöglicht, ausgemerzt und nur die mit Nützlichem, gut Angepaßtem Ausgestatteten bleiben im Kampf ums Dasein erhalten. Pflanzen diese sich fort, so übertragen sie ihre günstigen Anlagen auf die Nachkommenschaft und da bei dieser der gleiche Prozeß statthat, so bilden sich die Arten allmählich zu besser Angepaßtem, somit Höherem um.

Es ist nun klar zu ersehen, daß sich die Grundlagen der Abstammungslehre um drei große Zentren gruppieren: die Fragen der Variation, der Anpassung, der Vererbung. Es muß festgestellt werden, ob und in welchem Umfang die von Darwin postulierte Veränderlichkeit besteht und zwar sowohl die Veränderlichkeit innerhalb einer Art als auch von einer Form zu einer anderen. Es muß dann nach den Ursachen solcher Veränderlichkeit geforscht und womöglich versucht werden, sie in die Hand des experimentierenden Forschers zu bekommen. Sodann erhebt sich die Frage des Angepaßtseins an die

Umgebung und die Wirkung der Auslese der weniger Angepaßten. Soll eine solche irgendeine Bedeutung haben, so ist die Voraussetzung die, daß die erhalten gebliebenen Variationen vererbt werden. Und da liegt das Kardinalproblem des Ganzen: was wird vererbt, wie wird vererbt. Eine jede Erforschung der Grundlagen der Abstammungslehre muß sich um diesen Punkt gruppieren, um das Vererbungsproblem, und mit Recht hat man es überhaupt als das zentrale Problem der ganzen Biologie bezeichnet. Hat es doch auch nach allen Seiten hin Beziehungen, bildet es doch auch einen wesentlichen Faktor der Verbindung der Biologie mit ihren Tochterwissenschaften, der Medizin, der Soziologie, der Landwirtschaft.

Die neuere Zeit hat nun die Erforschung aller jener Dinge, die seit Darwin etwas zurückgetreten war und nur von einer Minderzahl von Forschern, mehr Botanikern als Zoologen, gepflegt wurde, wieder in den Vordergrund des Interesses gebracht. Einmal war es die Erkenntnis, daß weitere wesentliche Fortschritte der Biologie in erster Linie nur auf dem Wege des biologischen Experiments erzielt werden können. War Darwin selbst zweifellos der größte experimentierende Biologe seines Jahrhunderts gewesen, so hatten seine Nachfolger, verlockt von der unübersehbaren Fülle des vor ihnen ausgebreiteten Beobachtungsmaterials sich zunächst an dessen Durcharbeitung gemacht. Erst als hier bereits die wesentlichsten Erfolge erzielt waren, konnte durch die zum Teil in bewußtem Gegensatz zum herrschenden Darwinismus stehende Entwicklungsmechanik die experimentelle Methode in der Biologie wieder betont werden. Ein weiterer Faktor ist in der exakten Grundlage gegeben, die die Erblichkeitsforschung durch die Bemühung der Variationsstatistik erhielt, die mathematische Genauigkeit in dies Wissensgebiet einführte. Als dritten Hauptfaktor, der das Interesse auf die Erblichkeit und ihre Nachbarfragen konzentrierte, muß man die Entdeckung oder richtiger die besondere Wertung der Mutationen durch De Vries bezeichnen, die ganz neue Möglichkeiten für die Lösung unserer Fragen auftauchen ließ. Und endlich ist es die Wiederentdeckung der Mendelschen Bastardierungsregeln, die auf eine Fülle von Dingen Licht warf und der Vererbungsforschung eine ganz neue Domäne eröffnete. So stehen wir denn jetzt in einer Zeit, in der sich

innerhalb des Riesengebietes der Biologie ein Grund abgrenzt, an dessen Bebauung sich die besten Kräfte abmühen. Seinen Mittelpunkt bildet die Erblichkeitslehre, um die herum sich alle jene Probleme gruppieren, die ohne sie nicht gelöst werden können. In England hat Bateson für unsere neueroberte Wissenschaft die Bezeichnung genetics eingeführt und wir können sie mit dem gleichen griechischen Wort als Genetik bezeichnen, die Wissenschaft von dem Werden der Organismen.

Die Genetik ist in erster Linie eine exakte Wissenschaft und mit vollem Recht heben ihre führenden Vertreter hervor, daß sie nur die Aufgabe hat, exakte Tatsachen auf dem Wege der Beobachtung und des Experiments festzustellen. Sie rücken damit bewußt ab von der eben verflossenen Zeit, in der gerade die Erblichkeitslehre ein beliebter Tummelplatz für phantastische Spekulationen war. Man darf aber auch darin nicht ungerecht sein: jene Ideengebäude haben viel dazu beigetragen, die Fragestellungen unserer Wissenschaft ins richtige Licht zu rücken und wurden so vielfach der eigentliche Ausgangspunkt für die exakte Forschung. Und so sollte man auch jetzt nicht vollständig auf gewisse Dinge verzichten, die nur auf dem Wege des Schlusses gewonnen aber der exakten Beweisführung nicht zugängig sind, sofern sie nur geeignet sind, weitere Anregungen zu geben oder uns sonst schwierige Vorstellungen zu erleichtern. Wenn wir uns dabei der Grenzen zwischen Tatsache und Hypothese bewußt bleiben, und uns davor hüten, eine Hypothese auf eine andere zu stützen, kann eine den Tatsachen untergelegte Idee uns sogar in der reinen Tatsachenforschung höchst förderlich sein. Wenden wir nun einmal diese Anschauung auf einen konkreten Fall an und suchen uns für die Erblichkeitslehre einen Ausgangspunkt, der in richtiger Weise Tatsachen und Ideen verbindet.

Die Frage, die in einfachster Form das Wesen des Vererbungsproblems formuliert, lautet: Warum sind die Nachkommen ihren Eltern wesensgleich? Die naive Antwort würde sein, weil sie Fleisch von ihrem Fleisch und Bein von ihrem Bein sind. Und sie trifft wirklich den Kern des Ganzen; der Ausgangspunkt für die Entstehung der Nachkommen ist in einem körperlichen Teil der Eltern gegeben, in dem,

was man ihre Geschlechtszellen nennt. Ein jeder Organismus bringt zum Zweck der Fortpflanzung — und wir dürfen hier von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung absehen — Geschlechtszellen oder Gameten hervor, im weiblichen Geschlecht die Eizellen, im männlichen die Samenzellen. Im typischen Fall geht aus deren Vereinigung bei der Befruchtung das neue Individuum, der Tochterorganismus hervor. Ein Seeigel entläßt seine Eizellen ins Wasser, wo sie von den Samenzellen eines anderen befruchtet werden. Aus ihnen entwickeln sich dann neue Seeigel und zwar werden sich, was auch mit den Eiern passiert, wenn sie sich überhaupt entwickeln, nur Seeigel aus ihnen bilden. In dem befruchteten Ei müssen also bereits alle jene Eigenschaften als Möglichkeiten enthalten sein, die später die Spezies Seeigel ausmachen. Für die experimentelle Erforschung der Vererbungserscheinungen könnte uns diese Tatsache zunächst völlig genügen. Weitere Vorstellungen darüber, wo und wie sich jene Anlagen der erblichen Eigenschaften in den Geschlechtszellen finden, sind uns vorerst nicht erforderlich. Wir können mit Johannsen sagen, daß sie in den Geschlechtszellen sich als Erbeinheiten finden, über deren Natur sich nichts aussagen läßt, mit denen wir keinerlei bestimmte materielle oder andere Vorstellung verbinden können, und die wir deshalb mit einem nichts Weiteres involvierenden Namen als *Gene* bezeichnen. Für die Forschung ist eine derartige Voraussetzungslosigkeit in der Tat wünschenswert, soweit es sich um experimentellbiologische Studien handelt. Für den Lernenden trifft das nicht zu. Er wird leichter Dinge verstehen, mit denen er konkrete Vorstellungen verbindet und so braucht er sie auch nicht zu verschmähen, besonders wenn sie ihm in Gestalt eines so imposanten Tatsachengebäudes entgegentreten, wie es die Zellenlehre in ihrer Beziehung zu den Vererbungserscheinungen darstellt. Wenn wir heute versuchen, uns von dieser Seite her eine Grundlage für das Verständnis der Erblichkeitsfragen zu verschaffen, so wollen wir uns über den Hauptzweck klar sein, nämlich den didaktischen. Wie überall in der Wissenschaft, steht auch hier oft Tatsache gegen Tatsache, Meinung gegen Meinung. Für das, was wir erreichen wollen, kann es nicht unsere Aufgabe sein, uns in den Streit des Tages einzulassen. Denn nicht als solche soll uns hier die Zellenlehre interessieren, sondern nur

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

als die materielle Grundlage der eigentlichen Tatsachen der Genetik, die uns hier nur so weit beschäftigt, als sie geeignet ist, uns das Verständnis für die biologischen Phänomene zu erleichtern. Wir werden uns daher nur an die sichergestellten Tatsachen halten, die in ihrer Gesamtheit geeignet sind, uns klare Vorstellungen über die materiellen Grundlagen der Vererbungserscheinungen zu geben, auf die Gefahr hin, früher oder später einmal lernen zu müssen, daß die Vorstellungen nicht richtig waren. Klar und konsequent aber sind sie, wie wir sogleich erkennen werden.

Wir haben schon gehört, daß in der Regel ein Organismus sich aus einer befruchteten Eizelle entwickelt. Rein cellulär betrachtet unterscheiden sich nun die Geschlechtszellen in nichts Wesentlichem von all den anderen Zellen, die den Körper der Lebewesen zusammensetzen. Wissen wir doch auch, daß unter Umständen eine gewöhnliche Körperzelle ebenfalls im Stande ist einen neuen Organismus zu reproduzieren. Aus einem kleinen herausgeschnittenen Stück des Kiemenkorbs der Ascidie Clavellina kann sich das ganze Tier regenerieren, den Kiemenzellen kommt also hier die gleiche Fähigkeit zu wie den Geschlechtszellen. Wir dürfen also annehmen, daß die für die Vererbung in Betracht kommenden Zellbestandteile sich im Wesentlichen in jeder Zelle vorfinden. (Daß dies allerdings nicht so ganz selbstverständlich ist, werden wir später erfahren.) Wie können wir nun Anhaltepunkte gewinnen, wo sie in der Zelle zu suchen sind?

Das was dem Forscher, der die Lebenserscheinungen der Zelle studiert, immer wieder als das Merkwürdigste entgegentritt, ist die Fähigkeit der Zelle, sich durch Teilung zu vermehren und diese Teilung auf eine höchst eigentümliche Art durchzuführen. Die Teilung besteht darin, daß die beiden Hauptbestandteile der Zelle, der Zelleib oder das Protoplasma und der Zellkern halbiert werden und so zwei Tochterzellen entstehen, die außer der zunächst geringeren Größe genau der Mutterzelle gleichen. Nun verläuft aber in der überwältigenden Mehrzahl der tierischen und pflanzlichen Zellen der Teilungsprozeß nicht als eine einfache Halbierung, sondern in der komplizierten Weise, die nebenstehende Figur 1 darstellt, dem Vorgang der Karyokinese. Die Teilung wird dadurch eingeleitet, daß neben dem Kern sich im Umkreis

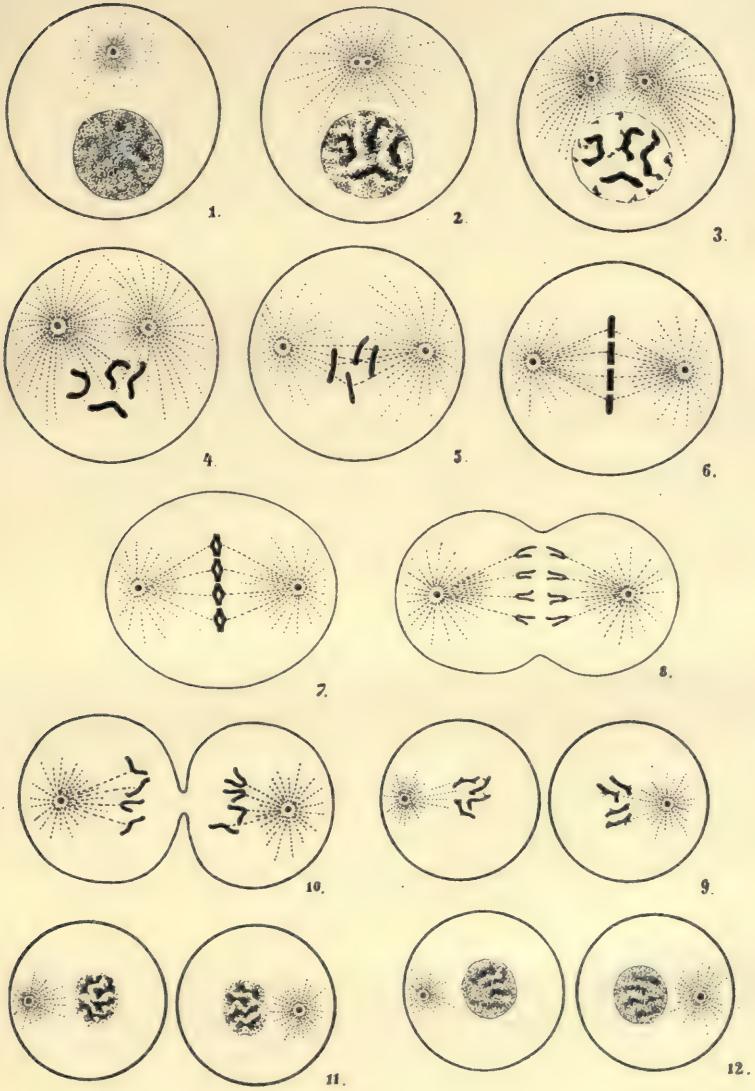


Fig. 1.

Schema der mitotischen Zellteilung. 1—3 Bildung der Chromosomen im Kern, 4 Auflösung des Kerns, 5, 6 Bildung der Aequatorialplatte, 7, 8, 10 Auseinanderweichen der Tochterplatten, 9, 11, 12 Rekonstruktion der Tochterkerne. Gez. von Dr. Dingler.

eines Körnchens, des Centrosoms, eine Strahlenfigur bildet, die durch die Teilung des Centrosoms sich bald verdoppelt und in ihre beiden Hälften auseinanderweichend 2 gegenüberliegende Pole der Zelle einnimmt. Inzwischen haben im Innern des Kerns komplizierte Umlagerungen seiner Substanz stattgefunden, die damit enden, daß sich eine bestimmte Anzahl, sagen wir vier, festere Schleifen ausbilden, die man wegen ihrer Neigung, gewisse Farbstoffe festzuhalten, Chromosomen nennt. Nun löst sich der Kern auf und die Chromosomen ordnen sich in einer Reihe im Äquator der zweipoligen Strahlenfigur an. Nun wird ein jedes Chromosom der Länge nach gespalten, sodaß jetzt je zwei Spalthälften einander gegenüber liegen und diese beginnen sich zu trennen und nach den beiden Zellpolen auseinander zu wandern bis sie nahe bei den Centrosomen angelangt sind. Jetzt aber verläuft der ganze Prozeß wieder rückwärts, die Chromosomen verlieren ihre individuelle Abgrenzung, es bildet sich aus ihnen ein neuer Kern, die Strahlung erlischt und es sind zwei Zellen von gleicher Art wie die Ausgangszellen gebildet.

Überlegen wir nun einmal, was dieser komplizierte Vorgang bedeuten kann, welchen Vorzug er etwa vor einer einfachen Durchschnürung von Zelle und Kern hat. Es wurde der ganze geformte Inhalt des Kerns in Chromosomenschleifen zusammengefaßt und diese durch eine Spaltung verteilt: das besagt, daß der Kerninhalt oder richtiger seine färbbare Substanz, das Chromatin, in einer ganz besonders exakten Weise verteilt wird. Stellen wir uns vor, wir erhielten die Aufgabe, einen Sack mit Bohnen auf zwei Hälften zu verteilen. Wir könnten es so ausführen, daß wir den Sack in der Mitte durchschnürten und so in zwei gleiche Hälften zerlegten. Sehr genau wäre allerdings diese Teilung nicht. Besser wäre es, wir zählten die Bohnen ab und legten die Hälfte auf jede Seite; dann hätten wir in der Tat gleiche Zahlen, aber die eine Bohne ist groß, die andere klein, die eine sehr nahrstoffhaltig, die andere verdorben, kurz, unsere beiden Haufen wären immer noch nicht völlig gleich. Wirklich gut geteilt hätten wir erst, wenn jede Bohne der Länge nach halbiert und die Hälften verteilt würden. Das Beispiel zeigt uns klar, daß die Einteilung des Kerninhalts in Chromosomen und deren Verteilung durch Spaltung nichts anderes

bezwecken kann, als die betreffende Substanz des Kerns möglichst genau auf die Tochterzellen zu verteilen. Der Schluß liegt also nahe, daß hier in den Chromosomen Qualitäten der Zelle lokalisiert sein müssen, die zu ihrem notwendigen Bestand gehören. Die allererste Eigenschaft einer jeden Zelle ist aber, daß sie eine Artzelle ist: jede Zelle eines Hundes ist nur Hundezelle, jede Zelle einer Linde nur Lindenzelle. Dürfte also nicht auch noch weiterhin geschlossen werden, daß wir hier in den Chromosomen die Träger der das Wesen der Art ausmachenden erblichen Eigenschaften zu sehen haben?

Wollen wir diese Annahme erweisen, so müssen wir zunächst einmal den Beweis dafür führen, daß der Zellkern, in dem sich ja nur bei der Teilung die Chromosomen erkennen lassen, der Träger der erblichen Eigenschaften ist. Der Beweis läßt sich mit größter Wahrscheinlichkeit aus den Erscheinungen der normalen wie der experimentell beeinflußten Befruchtung führen. Bei der Befruchtung dringt eine männliche Samenzelle in die weibliche Eizelle ein. Beide Zellen, die sogenannten Gameten, bestehen trotz verschiedener äußerer Form aus den typischen Bestandteilen der Zelle, Kern und Protoplasma. Nun zeigen viele Samenzellen die Form eines langen Fadens, dessen besonders gestaltetes Vorderende, der Kopf, den Kern darstellt, wie seine Entstehung lehrt, das übrige aber der Schwanz, dem Protoplasma entspricht. In vielen Fällen wird nun beobachtet, daß bei der Befruchtung nur der Kopf in die Eizelle dringt, der Schwanz aber abgeworfen wird. Innerhalb des Eiprotoplasmas nimmt dann der Kopf die Gestalt eines gewöhnlichen Kerns an und verschmilzt mit dem Kern der Eizelle. Der wesentliche Vorgang bei der Befruchtung ist also eine Verschmelzung des väterlichen mit dem mütterlichen Kern. Da bei der Befruchtung die Eigenschaften beider Eltern auf die Nachkommen übertragen werden, so müssen diese Eigenschaften in irgend einer Weise in den Kernen der Gameten enthalten sein.

Im Kern dürfen wir also mit Recht die Träger der Vererbung suchen. Wo sie dort liegen, zeigt ein weiter eindringendes Studium der Befruchtung. Wir sagten, daß bei ihr die Kerne der Gameten verschmelzen. Oft ist dies aber nicht ganz wörtlich zu nehmen, vielmehr bleiben die Kerne zunächst neben einander liegen. Die weitere Entwicklung zum

Organismus, die nach der Befruchtung einsetzt, besteht nun in einer unübersehbaren Folge von Zellteilungen, deren erste bald nach der Befruchtung eintritt. Da kann es denn sein, daß die Zellteilungsfigur sich bildet, ohne daß die beiden Kerne miteinander verschmolzen sind und da tritt das gleiche ein, wie bei jeder anderen Zellteilung, die Chromosomen bilden sich aus. Aber nun bilden sie sich in jedem Kern getrennt aus, in dem nebenstehend abgebildeten Beispiel (Fig. 2) je zwei in jedem Kern. Die fertige Zellteilungsfigur enthält also eine Anzahl, hier vier Chromosomen, von denen die Hälfte von der Eizelle, die Hälfte von der Samenzelle stammt. Bei der nun folgenden Teilung werden alle der Länge nach gespalten und auf die Tochterzellen verteilt. Es erhält somit eine jede Tochterzelle zur Hälfte väterliche und zur anderen Hälfte mütterliche Chromosomen und ebenso geht es bei jeder weiteren Zellteilung. Nun werden bei der Befruchtung die Eigenschaften beider Eltern auf die Nachkommen vererbt. Das, was die Zellen der Nachkommen in gleicher Weise von beiden Eltern besitzen, sind aber nur die Chromosomen und somit müssen wir schließen, daß auch in den Chromosomen die betreffenden Eigenschaften lokalisiert sein müssen.

Wir haben nun bisher keinen besondern Wert auf die Zahl der Chromosomen gelegt. Und doch ist diese nicht etwa gleichgültig. Es zeigt sich vielmehr, daß sie bei allen Tier- und Pflanzenarten eine typisch konstante ist. Ein Pferdespulwurm zeigt in seinen sich teilenden Zellen vier, ein Mensch in allen Zellen, welche es auch seien 24, eine Tomate auch 24, ein Nachtschatten aber 72 und so fort.

Kurzum jede Art von Lebewesen besitzt eine für sie charakteristische Chromosomenzahl in den Kernen ihrer Zellen. Nun haben wir gehört, daß bei der Befruchtung zwei solche Kerne sich miteinander vereinigen. Hätten sie auch die typische Zahl, so wäre nach der Befruchtung in der Zelle die doppelte Anzahl vorhanden. Alle Zellen der Nachkommenschaft, also auch ihre Geschlechtszellen bärgen jetzt die doppelte Chromosomenzahl und wenn sie sich wieder bei der Befruchtung vereinigten, so bekäme die Enkelgeneration bereits die vierfache Zahl und so fort. Soll das nicht eintreten, und tatsächlich ist ja die Chromosomenzahl eine konstante, so kann es nur auf einem Wege erreicht werden; es muß eine Einrichtung bestehen, die bewirkt, daß in

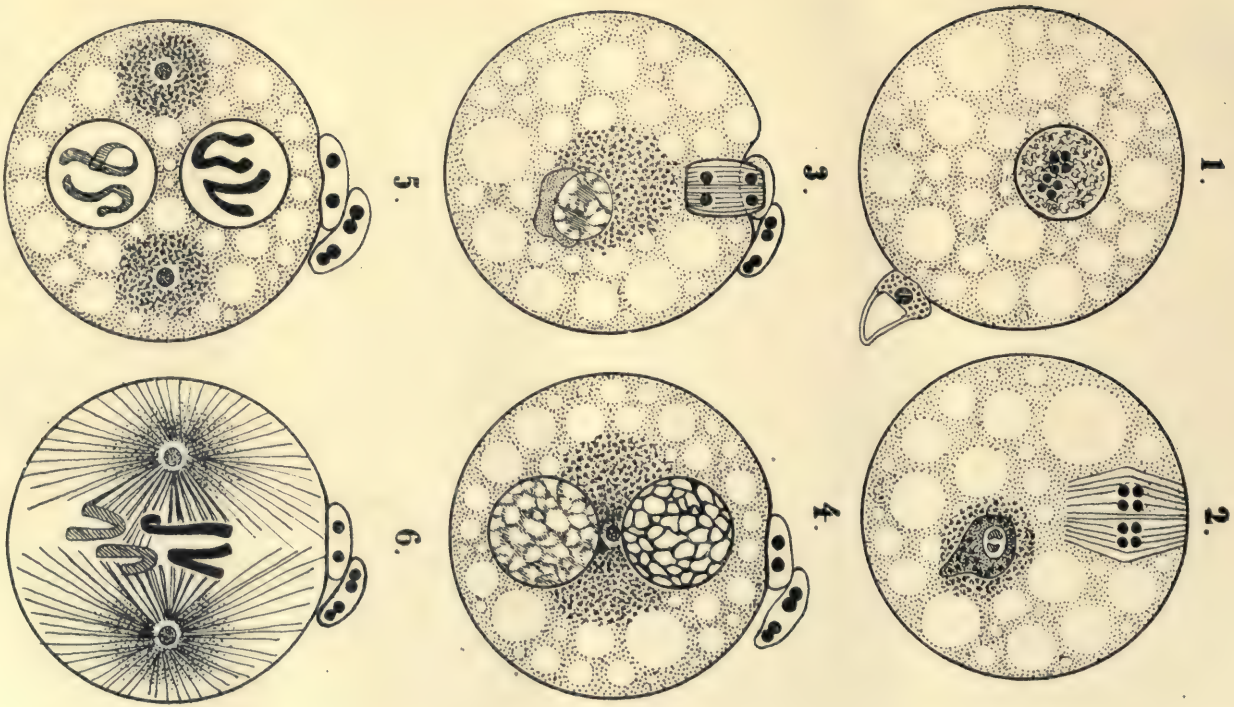


Fig. 2.

Die Befruchtung des Ascariseies. Die mütterlichen Kerne und Chromosomen schwarz, die väterlichen schraffiert. 1 Eindringen des Spermatozoon, 2 die erste Reifeteilung des Eikerns, 3 seine 2. Reifeteilung, durch die die Hälfte der Chromosomen entfernt wird, 4 männlicher und weiblicher Kern in Ruhe, 5 Ausbildung der beiden Chromosomen in jedem Kerne, 6 Verteilung der Chromosomen in der 1. Furchungsteilung.

den Geschlechtszellen vor ihrer Vereinigung die Chromosomenzahl auf die Hälfte herabgesetzt wird. Nur so kann nach der Befruchtung immer noch die Normalzahl gewahrt bleiben. Tatsächlich findet sich eine solche Einrichtung, bestehend in einer besonderen Teilung, die eine jede Geschlechtszelle durchmachen muß, bevor sie befruchtungsfähig wird, der Reduktionsteilung, deren besonderer Mechanismus so verläuft, daß durch sie die Hälfte der Chromosomen aus der Zelle entfernt wird. Eine jede befruchtungsfähige Geschlechtszelle enthält also nur die Hälfte der normalen Chromosomenzahl.

Nun wissen wir, daß die Chromosomen die Vererbungsträger sind und jetzt sehen wir, daß typisch die Hälfte von ihnen in den Gameten entfernt werden. Da taucht die Frage auf, ob dabei nicht die Erbmasse eine Beeinträchtigung erfährt oder ob besondere Einrichtungen getroffen sind, sie zu verhindern. Gehen wir einmal von dem tatsächlich beobachteten Fall aus, daß sich die verschiedenen Chromosomen einer Zelle von einander unterscheiden lassen und zwar nach Größe und Form. Die Gameten enthielten ein solches Sortiment von Chromosomen z. B. vier verschiedene. Da die beiderlei Geschlechtszellen vollständig wesensgleich sind, so werden wir in beiden genau das gleiche Sortiment vorfinden. Wenn sich nun bei der Befruchtung die Gameten vereinigen, so enthält das befruchtete Ei und somit jede der aus ihm sich entwickelnden Zellen des Körpers acht Chromosomen, von denen sich immer je zwei gleichen. Man könnte die acht Elemente zu vier Paaren anordnen und in jedem identischen Paar wäre der eine Partner väterlicher, der andere mütterlicher Herkunft, wie nebenstehendes Schema (Fig. 3) zeigt. Wenn nun die Geschlechtszellen dieses Individuums sich anschicken, jene Reduktionsteilung durchzumachen, durch die ihre Chromosomenzahl auf die Hälfte herabgesetzt wird, dann finden sich jene vom Vater und der Mutter stammenden gleichwertigen Paarlinge zusammen und stellen sich in der Teilungsfigur gemeinsam auf. Erfolgt dann die Teilung, so werden die einzelnen Chromosome nicht gespalten und verteilt, sondern je ein ganzes Chromosom eines jeden Paars rückt zum Teilungspol, jede Tochterzelle erhält also nur die halbe Chromosomenzahl. Aber wenn auch die Zahl halbiert wird, jede Tochterzelle, d. h. die jetzt befruchtungsfähigen Geschlechtszellen,

erhalten doch das ganze Sortiment der Chromosomen, eines von jeder Art. Das gibt zu denken. Wenn wirklich so sehr Sorge getragen ist, daß die Gameten jede Sorte der für unser Auge unterscheidbaren Chro-

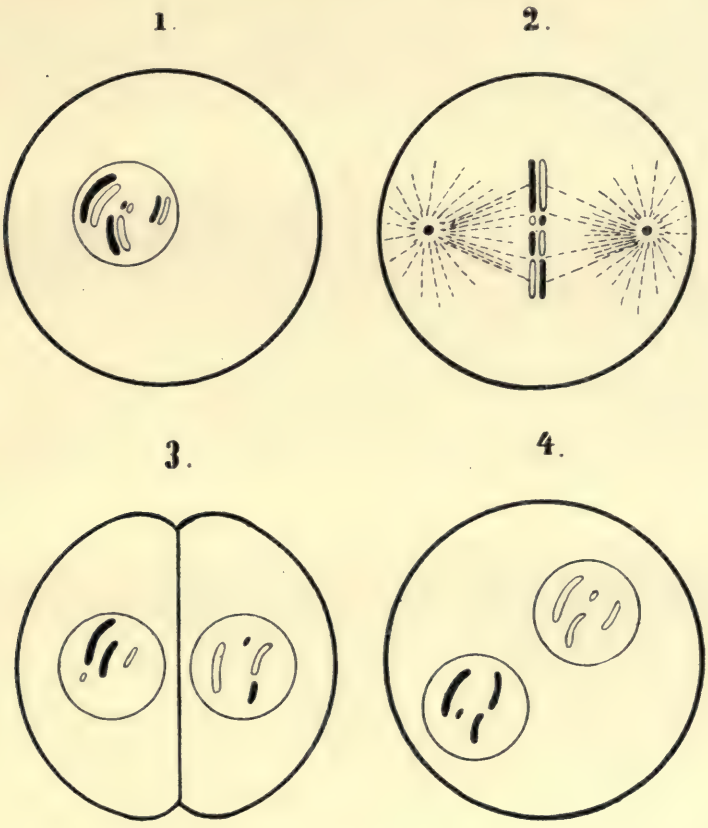


Fig. 3.

Schematische Darstellung des Verhaltens väterlicher (schwarz) und mütterlicher (weiß) Chromosomen bei der Reifeteilung und Befruchtung. 1 Die paarweise zusammengehörigen väterlichen und mütterlichen Chromosomen von 4 Größenarten, 2 die Aequatorialplatte der Reduktionsteilung, 3 der Chromosomenbestand in den Kernen der gereiften Geschlechtszellen, 4 Der Chromosomenbestand der beiden Befruchtungskerne.

mosomen mitbekommen, liegt dann nicht die Annahme nahe, daß diesen sichtbaren Unterschieden auch Qualitätsunterschiede zu Grunde liegen, ist es nicht denkbar, daß wir in jedem Chromosom uns andere

Erbeigenschaften oder Gruppen von solchen niedergelegt denken müssen? Auch diese Frage konnte beantwortet werden.

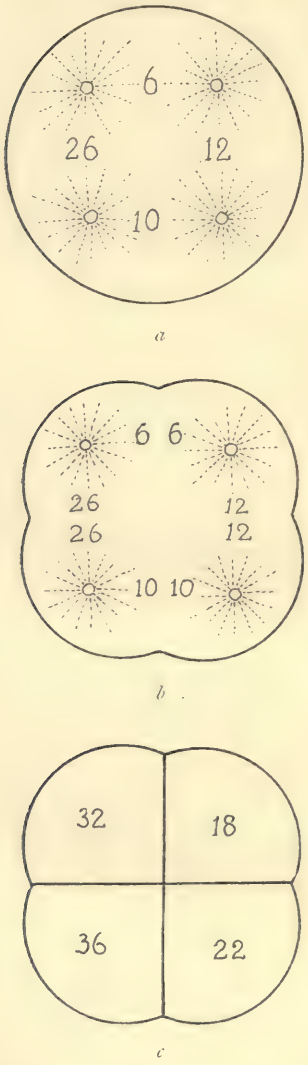


Fig. 4.
Schema der Chromosomenverteilung auf die Kerne der ersten Blastomeren des disperm befruchteten Echinuseies. Nach Boveri.

Bei der gewöhnlichen Befruchtung dringt stets nur eine Samenzelle in das Ei ein. Durch eine bestimmte Methode bei der Befruchtung kann es aber beim Seeigelei erreicht werden, daß zwei Samenzellen eintreten. Beide bilden sich zu einem Kern um und jeder läßt seine Chromosomenzahl hervortreten. Die normale Chromosomenzahl beträgt aber bei diesem Seeigel 36, also enthält der reife Eikern wie die reifen Samenkerne nach dem, was wir eben gehört haben 18. In dem doppelt befruchteten Ei finden sich also 54 Chromosomen. Nun bildet ein solches Ei seine erste Teilungsspindel nicht wie andere, sondern es entstehen an Stelle von zwei Teilungspolen deren vier und wenn dann die Teilung erfolgt, so werden gleichzeitig vier Zellen gebildet, wie nebenstehende Figur 4 zeigt. Wie ist nun die Chromosomenverteilung auf diese vier Zellen? Die 54 Chromosomen verteilen sich zunächst zwischen die vier Pole der Teilungsfigur ganz so wie es der Zufall ergibt. Es kann also z. B. der nebenstehend abgebildete Fall, ebenso wie auch jeder andere denkbare eintreten, (Fig. 4), daß zwischen die einzelnen Pole 6, 26, 12 und 10 Chromosomen gelangen. Diese werden dann in gewöhnlicher Weise längsgespalten, wie Figur *b* zeigt und dann nach den Polen gezogen. Die vier entstehenden Zellen enthalten dann 32, 18, 36 und

22 Chromosomen. Nun nehmen wir einmal an, die 18 Chromosomen der Geschlechtszellen seien nach Qualitäten verschieden, bezeichnen sie mit den Buchstaben des Alphabets und nehmen, um uns die Sache

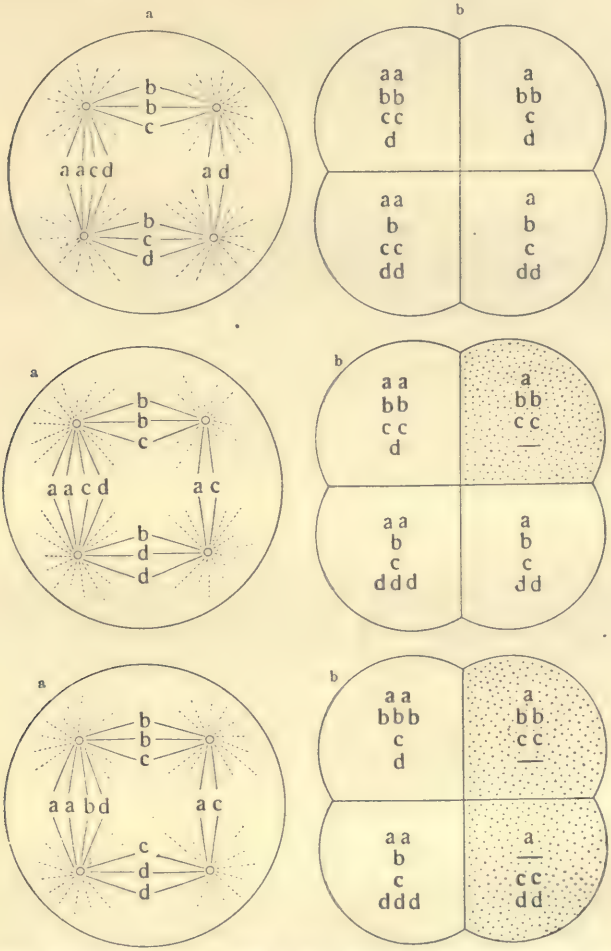


Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7.

Fig. 5—9. Die 5 Möglichkeiten der Teilung des dispermen Seeigeleis. Die Furchungszellen, die nicht alle Chromosomenarten erhalten, punktiert, nach Boveri.

zu vereinfachen, nur vier, nämlich *a*, *b*, *c*, *d* an. Dann könnte es der Zufall so fügen, daß sie sich so auf die vier Pole verteilen wie es Fig. 5*a* darstellt. Tritt dann die Verteilung ein, so erhalten die vier entstehenden

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLL LIBRARY MASS.

Zellen das an Chromosomen, was Fig. 5*b* zeigt. Ein Blick läßt erkennen, daß sämtliche vier Zellen auch sämtliche vier Sorten von Chromosomen erhalten. Nun könnte aber auch die Verteilung auf die Pole so sein wie es Fig. 6*a* zeigt. Nach der Teilung resultierte dann die Chromosomenanordnung der Fig. 6*b*, die erkennen läßt, daß drei der Zellen jede Chromosomenart erhalten, einer aber, die punktiert ist, die Sorte *d* fehlt. Eine weitere Möglichkeit ist in Fig. 7*a* wiedergegeben. Das Resultat der Verteilung in 7*b* ergibt, daß zwei der entstehenden

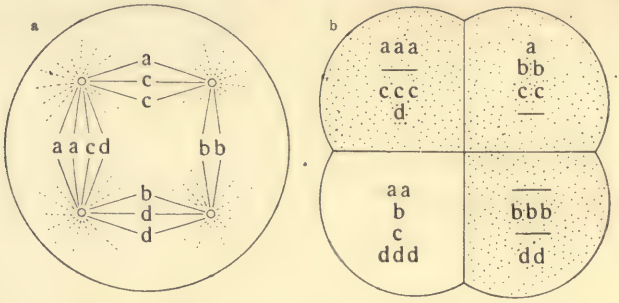


Fig. 8.

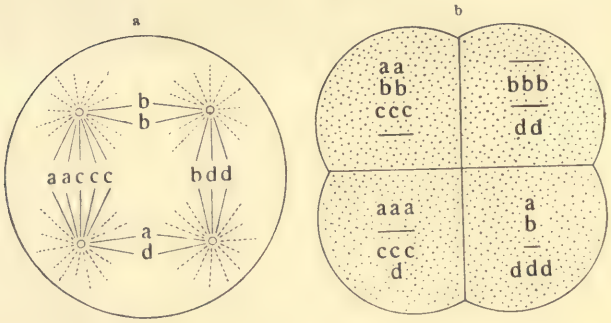


Fig. 9.

Zellen ein Manko aufweisen, der oberen punktierten nämlich fehlt *d*, der unteren die Sorte *b*. Wieder eine andere Chromosomenverteilung zeigt Fig. 8*a*. Hier kommen dann, wie 8*b* zeigt, vier Zellen zu stande, von denen gar drei etwas fehlt. Und endlich bei dem letzten Musterbeispiel, Fig. 9, sehen wir als Endresultat vier Zellen entstehen, von denen keine jede Sorte von Chromosomen enthält. Nun geht aber die weitere Entwicklung des Seeigeleis so vor sich, daß schließlich eine Larve entsteht, deren vier Körperviertel auf diese vier Furchungszellen zurück-

zuführen sind. Sind nun die Chromosomen qualitativ als Erbträger verschieden, so müssen dementsprechend die Larven in dem Viertel, in dem ihren Zellen gewisse Chromosomen fehlen, auch gewisse Eigenschaften vermissen lassen, defekt sein. Tatsächlich finden sich in Zuchten aus solchen doppeltbefruchteten Eiern neben gesunden Larven solche, die viertel, halb, dreiviertel und ganz defekt sind. Die Richtigkeit des zu Beweisenden, der qualitativen Chromosomendifferenz, wird nun auf ganz sicheren Füßen stehen, wenn sich noch zeigen läßt, in welchem Verhältnis die verschieden beschädigten Larven zu erwarten sind und daß die Wirklichkeit diesen Erwartungen entspricht. Boveri, von dem diese geistreichen Untersuchungen stammen, machte es so, daß er sich entsprechend den 108 Chromosomen, die nach der Längsspaltung der 3 × 18 im Ei vorhanden sind, 108 Kugeln mit je sechsmal den Zahlen 1—18 herstellte, sie auf eine runde Platte warf, mit einem darüber gelegten Holzkreuz ganz nach Zufall in vier Portionen teilte und dann auszählte, in welchem Viertel sämtliche Zahlen von 1—18 vorhanden waren und in welchem nicht. Aus zahlreichen Zählungen ging dann hervor, daß in einem gewissen Prozentsatz der Fälle alle vier Quadranten sämtliche Zahlen enthielten, in anderen nur 3, 2, 1 oder gar keiner. Wurden nun die in dem wirklichen Experiment erhaltenen Larven gezählt, so zeigte sich, daß die gefundenen $^1/_4$, $^1/_2$, $^3/_4$ und ganz defekten in genau dem gleichen Verhältnis auftraten wie in dem Holzkugelversuch die Fälle, in denen keinem, einem, zwei, drei oder allen vier Quadranten bestimmte Kugeln fehlten. Damit aber war die qualitative Verschiedenheit der Chromosomen bewiesen.

Wir wissen also jetzt, daß wir ein Recht haben, in dem Kern der Zelle den Sitz der Vererbungsträger zu sehen, ja sogar im Kern bestimmte Teile, die Chromosomen, als solche anzusprechen und diesen wieder eine qualitative Verschiedenheit entsprechend den verschiedenen erblichen Qualitäten des Körpers zuzuschreiben. Wenn wir also in Zukunft von Vererbungsträgern reden, können wir uns darunter die Chromosomen vorstellen und mit Hilfe dieser Vorstellung manche Schwierigkeit überwinden. Wir dürfen uns aber dabei nicht verhehlen, daß die Chromosomenlehre, wie wir sie hier entwickelt haben, zwar in ihrer Klarheit und ihrem uns hier im Vordergrund stehenden didaktischen

Wert alle billigen Anforderungen an eine Grundlage der Erblichkeitslehre erfüllt, daß sie aber an sich noch in manchen wesentlichen Punkten strittig und unsicher ist. Da aber, alles in allem genommen, die Tatsachen, die die Kern-Chromosomenlehre in Beziehung zur Erblichkeit stützen, den damit nicht harmonierenden gegenüber überwältigend groß sind, so mögen sie uns auch hier als gute Basis dienen. Sollen sie, wie schon erwähnt, ja doch auch nur dazu dienen, uns die immer wiederkehrenden Begriffe der Erbträger konkreter zu gestalten, ohne daß die eigentlich biologischen Tatsachen, die wir nun kennen lernen wollen, an eine derartige Vorstellung geknüpft sind. Wir werden aber später auch noch einmal an diese kurze Besprechung des materiellen Substrats der Vererbungserscheinungen anzuknüpfen haben; gehen wir jetzt aber gleich ohne viele Einleitung an die eigentlichen Tatsachen der Genetik heran.

Zweite Vorlesung.

Die Variabilität und ihre exakte Darstellung. Das Queteletsche Gesetz. Das Maß der Variabilität.

Es bedarf wohl keiner besonderen Begründung, daß an der Basis der Vererbungslehre die Betrachtung der Eigenschaften zu stehen hat, deren Erblichkeit untersucht werden soll. Ein jeder Organismus setzt sich aus einer kaum bestimmbaren Fülle von Eigenschaften meßbarer und nicht meßbarer Natur zusammen, die in ihrer Gesamtheit sein Wesen ausmachen: Größe des Ganzen und der Teile, Farbe, Zeichnung, Muskelkraft, Fähigkeit gewisse Stoffwechselprodukte zu produzieren, Fähigkeit auf bestimmte Reize in bestimmter Weise zu reagieren, Disposition zu Erkrankungen und welcher Art sie immer sein mögen. Wenn sie für die Fragen der Erblichkeit natürlich auch alle gleichmäßig studiert werden müssen, so können wir begreiflicherweise zunächst am Weitesten mit solchen kommen, die sich exakt z. B. durch Messung festlegen lassen. Darwins Zuchtwahllehre basiert nun auf der Annahme, daß alle diese Eigenschaften bei einer Anzahl von Individuen der gleichen Art, die beliebig aus der Gesamtheit der Artgenossen herausgegriffen sind, bei einer Population, wie wir von jetzt ab

sagen wollen, ebenso wie bei der Gesamtheit der Nachkommen eines Elternpaares, nicht völlig identisch vorhanden sind, sondern sich in mehr oder minder hohem Maß unterscheiden, daß die Eigenschaften variieren. Diese Variabilität ist nun in der Tat, wie auch schon vor Darwin bekannt war, vorhanden und ihre Untersuchung muß natürlich einer jeden Betrachtung der Erblichkeit der Eigenschaften vorangehen.

Betrachten wir uns zunächst einmal ein paar konkrete Fälle und beginnen mit einem einfachsten, einer Eigenschaft der Zelle. Als Einzelzellen, die der experimentellen Untersuchung besonders zugänglich sind, benutzt man mit Vorliebe, wie wir noch mehrfach sehen werden, die Infusorien. Prüft man nun eine Kultur vom Paramaecien, die aus vielen Tausenden artgleicher Individuen besteht z. B. auf die Länge der

Fig. 10.
Variationsreihe der Länge von 45—310 μ aus einer Paramaecienkultur. Im Anschluß an Jennings.

Einzeltiere, so findet man darunter winzig kleine Tiere von etwa 45 μ Länge, ferner riesengroße von 310 μ und dazwischen sämtliche denkbaren Größenstufen, sodaß eine kontinuierliche Reihe von Individuen sich nach ihrer Größe anordnen läßt, wie nebenstehende Fig. 10 zeigt. Die Variabilität schwankt, fließt also gewissermaßen zwischen zwei Extremen, weshalb wir auch von einer fluktuierenden Variabilität reden. Wenn in Zukunft also von Variieren und Variabilität die Rede ist, so sei der Ausdruck nur in diesem Sinne verstanden und in keiner anderen der Bedeutungen, die man ihm schon untergelegt hat. So wie wir hier das Variieren in der Größe einer Zelle sehen, so könnten wir es auch in ganzen vielzelligen Organismen oder auch an Teilen von Lebewesen, die in der Vielzahl vorhanden sind, feststellen. Ein klares Beispiel erhält man etwa in der Weise, daß man die Blätter eines Baumes in gleichen Abständen voneinander auf einer gradlinigen Basis aufklebt, indem man sie gleichzeitig nach ihrer Größe anordnet. Das ist im

Anschluß an De Vries in nachstehender Fig. 11 für die Blätter des Kirschlorbeers geschehen und wir erkennen daran eine fluktuierende Variabilität zwischen 63 und 137 mm.

Die Herstellung einer derartigen Reihe läßt sich natürlich bei meßbaren, zählbaren, wägbaren Eigenschaften ohne weiteres vornehmen.

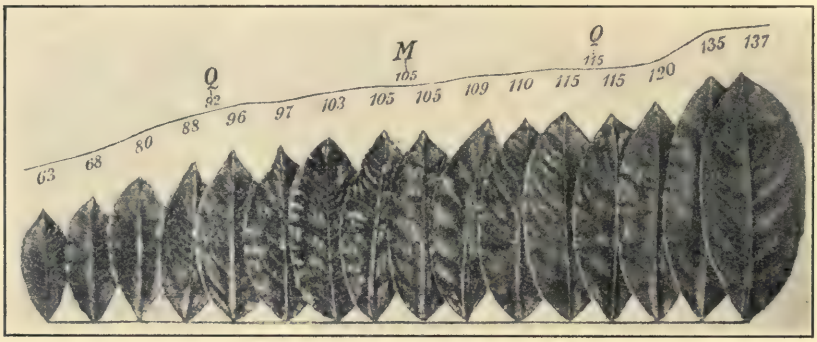


Fig. 11.
Variationsreihe der Größe von Kirschlorbeerblättern. Darüber ihre graphische Darstellung als Ogive. *M* Mittelwert. Nach De Vries.

Etwas schwieriger gestaltet es sich, wenn es sich etwa um Färbungs- oder Zeichnungscharaktere handelt. Läge eine dunkle Zeichnung auf hellem Grund vor, die sich variierend auf dem Grund ausbreitet, so könnte man ja auch zu Zahlenverhältnissen gelangen, wenn man pro-

Fig. 12.
Variationsreihe der Zeichnung des Pronotums von Leptinotarsa multitaeniata. Nach Tower.

zentual das Verhältnis von dunkel und hell berechnet. Aber auch ohne dies läßt sich eine den vorigen Beispielen entsprechende Variationsreihe aufzeigen, wenn man besonders typische Varianten auswählt und sie in eine Reihe anordnet und kleine Zwischenformen zwischen den Typen zunächst vernachlässigt. Abbildung 12 zeigt Ihnen eine solche

Variationsreihe, die sich auf die Zeichnung des Halsschildes (Pronotum) des Coloradokäfers, Leptinotarsa multitaeniata, bezieht und zwar wurden in der aus Mexiko stammenden Population zehn Typen unterschieden. Sie zeigen, wie die aus schwarzen Strichen und Punkten bestehende Zeichnung variiert, indem allmählich erst Striche, dann Punkte, dann beides zusammenfließen, sodaß das Endglied der Reihe ein ganz schwarzes Schild besitzt. Eine ganz entsprechende Variationsreihe zeigt uns Fig. 13 mit Variationen der Flügelzeichnung von Lymantria monacha var. eremita, der Nonne. Diese Individuen stammen aber nicht aus einer Population, sondern aus den Nachkommen eines

Fig. 13.
Typen von 4 Variationsklassen der Flügelzeichnung von Lymantria monacha var. eremita.

Elternpaares, was für die Variabilität im Prinzip gleichgültig ist. Auch hier führen die vier Typen von einem schwarz und weiß gebänderten Individuum durch alle Übergänge, von denen nur noch zwei dargestellt sind, zu einem ganz schwarzen. Diesen Beispielen ließen sich beliebig viele aus allen Klassen von Eigenschaften anfügen, die uns alle zeigen würden, daß eine derartige fluktuierende Variabilität in der Natur besteht.

In allen diesen Fällen ist also die Variabilität eine fluktuierende, kontinuierliche. Nun bezeichnet man aber mit dem gleichen Ausdruck auch das Abweichen einzelner Individuen einer Tier- oder Pflanzenform von ihren Artgenossen, das nicht durch alle Übergänge

mit der typischen Erscheinung verbunden ist, sondern ihr schroff gegenübersteht. Wenn etwa eine typisch blaublühende Pflanze gelegentlich weiße Blüten zeigt, eine rechtsgewundene Schnecke mit einem linksgewundenen Gehäuse auftritt, so ist das auch eine Variation, aber diskontinuierlicher Natur. Solche Variationen werden uns später auch interessieren; hier können wir von ihnen absehen und uns zunächst nur an die fluktuierenden, kontinuierlichen Variationen halten.

Sollen sie nun zum Gegenstand von Überlegungen oder Experimenten gemacht werden, so genügt es nicht, die Tatsache des Vorhandenseins der Varianten zu kennen, wir müssen vielmehr vor allem ihre Zahl und deren Verteilung auf die Variationsreihe betrachten. Und diese zuerst von dem Anthropologen Quetelet eingeführte Betrachtungsweise hat zur Feststellung eines sehr wichtigen Gesetzes geführt. Gehen wir direkt von einem der Queteletschen Beispiele aus. Er führt die Messungen an, die an 25,878 nordamerikanischen Freiwilligen in Bezug auf ihre Körpergröße ausgeführt wurden und ordnet die Zahlen in eine Reihe, die beginnt mit 1,549 m = 60 engl. Zoll, dem Maß der kleinsten Individuen bis zu 2,007 m = 76 Zoll, dem Maß der größten Männer. Benutzen wir nun der Bequemlichkeit halber seine Umrechnung der Gesamtzahl auf den Durchschnitt von 1000, so erhalten wir das klarste Bild, wenn wir in die oberste Reihe die Größen und darunter die für jede Größe gefundene Anzahl von Individuen schreiben:

Größe in Zoll:	60	61	62	63	64	65	66	**67**	68	69	70	71	72	73	74	75	76
Anzahl Soldaten: pro 1000	2	2	20	48	75	117	134	**157**	140	121	80	57	26	13	5	2	1

Der erste Blick auf diese Reihe zeigt, daß die für die einzelnen Größenvariationen gefundenen Zahlen der Individuen innerhalb der Variationsreihe ganz regelmäßig verteilt sind. Die größte Zahl der Individuen, nämlich 157 pro 1000, findet sich in der Mitte der Reihe bei der Größe 67 Zoll, die kleinsten Zahlen finden sich an den Enden der Reihe, und dazwischen liegen alle Übergänge in der Zahl der Individuen und diese Übergangszahlen verteilen sich ziemlich symmetrisch zu beiden Seiten der Mitte. Es gibt also bei dieser Population von Menschen in Bezug auf das Größenmaß eine mittlere Größe, die die meisten Individuen zeigen, während die Zahl der Individuen immer geringer wird, je weiter

sich das Maß nach oben oder unten von der Mitte entfernt. Quetelet erkannte sofort, daß diese symmetrische Zahlenverteilung innerhalb der Variationsreihe eine große Ähnlichkeit mit der Verteilung hat, die man erhält, wenn man die binomische Formel $(a + b)^n$ ausrechnet:

$$(a + b)^1 = a + b$$
$$(a + b)^2 = a^2 + 2ab + b^2$$
$$(a + b)^3 = a^3 + 4a^2b + 3ab^2 + b^3$$
$$(a + b)^4 = a^4 + 4a^3b + 6a^2b^2 + 4ab^3 + b^4$$
usw.

Setzt man an Stelle der Buchstaben bestimmte Zahlen, z. B. $a = 1$, $b = 1$ so ergeben sich

$$(a + b)^1 = 1 + 1$$
$$(a + b)^2 = 1 + 2 + 1$$
$$(a + b)^3 = 1 + 3 + 3 + 1$$
$$(a + b)^4 = 1 + 4 + 6 + 4 + 1$$
$$(a + b)^{10} = 1 + 10 + 45 + 120 + 210 + \mathbf{252} + 210 + 120 + 45 + 10 + 1.$$

Es ergibt sich also eine ganz genau symmetrische Verteilung der Zahlen um ein Mittel. Will man die für die Soldaten gefundenen Zahlen nun mit einer solchen idealen Zahlenreihe vergleichen, so berechnet man, wie eine solche für die Gesamtsumme von 1000 aussehen würde, wenn gewisse Bedingungen die gleichen sind, wie im realen Fall. In folgender Variationsreihe ist nun diese berechnete ideale Zahlenreihe unter die wirklich gefundene gesetzt:

Größe in Zoll:	60	61	62	63	64	65	66	**67**	68	69	70	71	72	73	74	75	76
Zahl d. Soldaten pro 1000:	2	2	20	48	75	117	134	**157**	140	121	80	57	26	13	5	2	1
Ideale Zahlen für 1000:	5	9	21	42	72	107	137	**153**	146	121	86	53	28	13	5	2	0

Der Vergleich der beiden unteren Zahlenreihen zeigt, in welch ausgezeichneter Weise die gefundenen und die zu erwartenden Zahlen übereinstimmen, ein Zusammentreffen, was noch viel schlagender würde, wenn etwa eben so viel Millionen Menschen gemessen worden wären als es Tausende waren. Diese nun ausführlich gezeigte Gesetzmäßigkeit in der Verteilung der Varianten auf die Variationsreihe nennt man das Queteletsche Gesetz. Denn es hat sich seitdem gezeigt, daß die Mehrzahl der variabeln Eigenschaften, wenn in dieser Form betrachtet,

sich in genau der gleichen Weise verhalten. Einige wenige Beispiele sollen das zunächst noch illustrieren.

In der Systematik der Fische spielen die Schuppenzahlen eine große Rolle. Auch für sie gibt es eine fluktuierende Variabilität, wie die folgende Tabelle von Voris beweist, die sich auf die Zahl der Seitenlinienschuppen bei einem nordamerikanischen Cypriniden, Pimapheles notatus, bezieht:

Schuppenzahl:	40	41	42	43	**44**	45	46	47	48
Individuenzahl pro 500:	3	7	36	126	**157**	121	37	11	2

Oder ein anderes Beispiel, eine Aufzählung der Anzahl von Zähnen, die sich auf dem Rand des Kiefers des marinen Borstenwurms, Nereis limbata, finden. Unter 398 Individuen fand Hefferan:

Zahl der Zähnchen:	2	3	4	**5**	6	7	8
Zahl der Individuen:	7	30	80	**148**	98	29	6

In diesen beiden Beispielen ist es klar, daß die Individuen genau ihren Klassen entsprechen, daß also eine andere Klasseneinteilung, bei der noch feinere Unterschiede berücksichtigt werden, nicht möglich ist. Denn weniger wie eine Schuppe oder ein Zähnchen gibt es nicht, zwischen den Klassen kann nichts liegen. In diesem Falle spricht man von diskreten Varianten. Bei unserm ersten Beispiel, dem Queteletschen Fall der Menschenmaße, war das anders. Dort hatten die Klassen, in die das Material angeordnet war, einen Spielraum von einem Zoll. Ebensogut hätte man aber auch einen halben Zoll, auch weniger oder mehr nehmen können. Immer wären die Individuen, die bei einer Klassenzahl z. B. 60 Zoll aufgezählt sind, nicht alle genau 60 Zoll groß, sondern gehörten in den Spielraum, der begrenzt wird von der Mitte zur nächstunteren und nächstoberen Klasse, also bei Zolleinteilung zwischen 59,5 und 60,5 Zoll. In diesem Fall würde man also von Klassenvarianten reden und zu ihnen dürfte die Mehrzahl der Variationen gehören, nämlich alle, die sich nicht auf eine zählbare Eigenschaft beziehen. Es ist klar, daß in solchen Fällen bei exakter Schreibweise die Zahl der Individuen immer zwischen den Klasseneinteilungen stehen müßten. Schreibt man sie aber in gleicher Weise wie bei den diskreten Varianten unter die betreffenden Klassen, so

nimmt man natürlich stillschweigend an, daß Klasse 2 bedeutet den Spielraum von 1,5—2,5. Als Beispiel dieser Klassenvarianten diene die oben besprochene variierende Zeichnung des Halsschildes des Coloradokäfers nach Towers Untersuchungen, eingeteilt in 11 Klassen, die aber für dieses Beispiel nicht ganz genau den oben abgebildeten 10 Klassen entsprechen:

Klasse der Färbung:	1	2	3	4	5	**6**	7	8	9	10	11
Zahl der Individuen:	1	4	7	12	13	**26**	14	12	7	3	1

Und ein ganz ähnliches Bild liefert unser ebenfalls oben abgebildetes Nonnenbeispiel, für das die Zahlen von fünf Typen weiblicher Falter lauten:

Klasse der Färbung:	1	2	**3**	4	5
Zahl der Schwester-Individuen:	6	9	**13**	7	4

Für viele Fälle der Darstellung sind derartige Aufzählungsreihen genügend. Bedarf man aber des Vergleiches oder einer Darstellung, die schnelle Orientierung gewährt oder der mathematischen Betrachtung der Variation, so wählt man wie immer die graphische Darstellung. Die Konstruktion einer solchen Variationskurve oder eines Variationspolygons ist ein klein wenig verschieden, je nachdem es sich um diskrete oder Klassenvarianten handelt. Würden wir sie für unser Beispiel für diskrete Varianten, die Seitenschuppenzahl von Pimapheles konstruieren, so müßten wir auf der horizontalen Linie, der Abszisse des Koordinatensystems die Schuppenzahlen in gleichen aber beliebig gewählten Abständen eintragen. Auf jedem Punkt, der eine Schuppenzahl bedeutet, wäre dann ein Lot zu errichten von der Länge einer beliebig gewählten Maßeinheit, z. B. 1 mm multipliziert mit der Anzahl der für die betreffende Schuppenzahl angegebenen Individuen, also bei 44 Schuppen 157 mm, bei 48 Schuppen 2 mm. Werden dann die Gipfel aller dieser Lote verbunden, so erhält man das in Fig. 14 (verkleinert) abgebildete Polygon. Es ist klar, daß ein solches Variationspolygon je mehr in eine Variationskurve übergeht, je größer die Zahl der Klassen und je kleiner damit die Entfernung der einzelnen Lotgipfel wird. Haben wir es dagegen mit einer Klassenvariation zu tun, so würden wir in der gleichen Weise auf der Abszisse die Klassengrenzen abtragen. Nehmen wir als

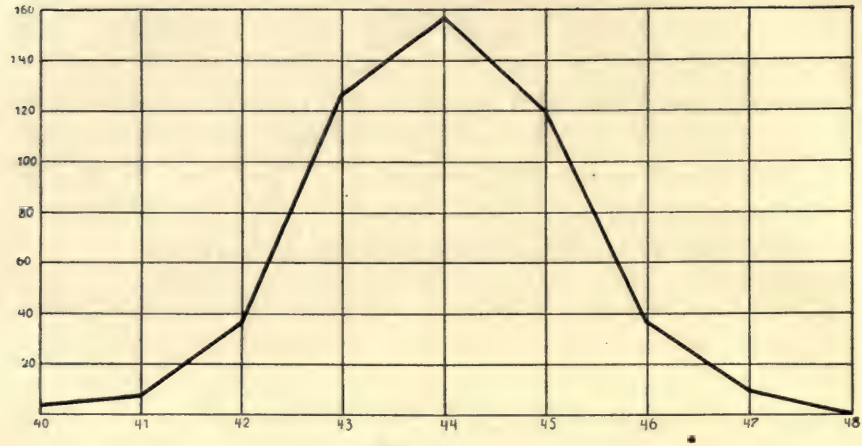


Fig. 14.
Variationspolygon der Seitenschuppenzahl von Pimapheles.

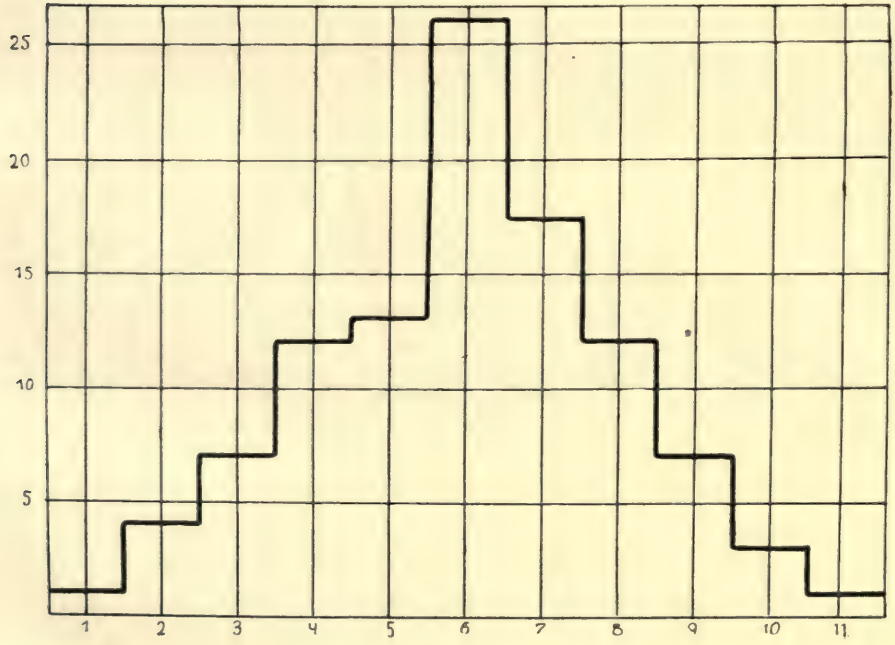


Fig. 15.
Treppenkurve zu der Variationsreihe der Färbung des Pronotums des Coloradokäfers.

Beispiel die Halsschildfärbung von Leptinotarsa, so würden ja, sagen wir zu Klasse 4, alle Individuen gezählt, die den Färbungstypus 4 repräsentieren, aber auch alle die kleinen Zwischenstufen, die näher an 4 als an 3 oder 5 standen. Die Klassengrenzen sind also 0,5, 1,5, 2,5 usw. Wir müssen also nun auf den Klassengrenzen Lote errichten, deren Höhe der Individuenanzahl entspricht, auf dem Gipfel eines jeden Lotes aber eine Horizontale ziehen von der Länge des Klassenspielraums. Auf diese Weise erhält man die in Fig. 15 abgebildete Figur der Treppenkurve. Aus dieser erhält man ein gewöhnliches Variationspolygon, wenn

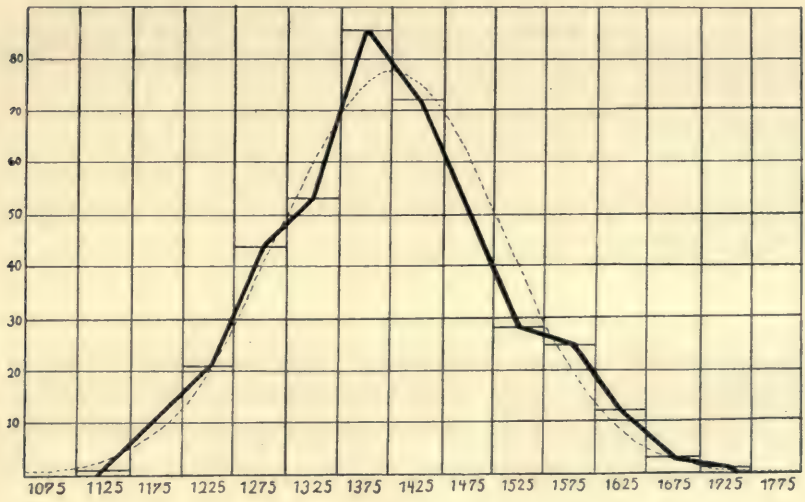


Fig. 16.
Variationspolygon des Hirngewichts schwedischer Männer verglichen mit der idealen Kurve. Nach Pearl.

man die Mittelpunkte der Treppenstufen miteinander verbindet, woraus hervorgeht, daß im Wesentlichen für diskrete und Klassenvarianten dieselbe graphische Darstellung zum Vorschein kommt.

Wie wir nun oben gesehen hatten, nähert sich eine Variationsreihe, je symmetrischer sie ist, um so mehr einer idealen Zahlenreihe, die aus der Formel $(a + b)^n$ entwickelt wird. In gleicher Weise kann man natürlich eine Variationskurve mit einer idealen Kurve vergleichen, die aus derselben Formel konstruiert ist, der Binomialkurve, und dabei wird sich ebenfalls die wirkliche Kurve bei normalen Verhältnissen um

so mehr der idealen nähern, mit je größern Zahlen gearbeitet wurde. (Natürlich muß diese ideale Kurve unter Zugrundelegung eines bestimmten aus der wirklichen Zahlenreihe gewonnenen Wertes konstruiert werden. Wir wollen darauf aber nicht eingehen, da uns hier nur die Resultate beschäftigen, nicht die Methoden.) Als Beispiel diene nebenstehende Kurve, Fig. 16 [pag. 27], die sich auf das Hirngewicht von 416 schwedischen Männern bezieht. Auf der Abszisse sind die Gewichtszahlen in Gramm eingetragen, die punktierte Linie stellt die ideale Vergleichskurve dar. Die zugehörigen Zahlen sind:

Gewicht des Gehirns in g:	1075	1125	1175	1225	1275	1325	**1375**	1425
Individuenzahl:	0	1	10	21	44	53	**86**	72
	1475	1525	1575	1625	1675	1725	1775	
	60	28	25	12	3	1	0	

Es gibt nun auch Fälle, in denen eine Variationskurve nicht mit dieser, sondern mit anders abgeleiteten Idealkurven verglichen werden muß, Fälle, die vor allem von Pearson und Duncker ausgearbeitet worden sind. Wir werden aber später sehen, daß mit solcher rein mathematischen Betrachtung nicht viel für biologische Zwecke gewonnen wird, sodaß wir es uns hier ersparen können, auch jene Fälle zu besprechen. Sollen diese Vorlesungen doch auch nur in die Genetik einführen und nicht etwa spezielle Arbeitsmethoden lehren.

Benutzt man nun derartige Variationsreihen oder Kurven zur Betrachtung eines biologischen Materials, so bedarf man natürlich gewisser Bezeichnungen für die Angehörigen der verschiedenen Kurvenbezirke. Wenn die Kurve eine ganz ideale ist, so stellt die Klasse, bei der die meisten Individuen liegen, also der Kurvengipfel den Mittelwert dar. Natürlich ist dieser Mittelwert bei nicht völlig symmetrischer Kurve nicht genau mit dem Gipfelpunkt zusammenfallend, er ist nämlich nach der Seite der größern Variantenzahl verschoben. Seine genaue Lage wird am anschaulichsten aus nebenstehender Darstellung Pearsons (Fig. 17) verständlich, in der die Variationsreihe durch einen Wagebalken dargestellt ist, an dem eben so viele Gewichte hängen als Variationsklassen existieren und die einzelnen Gewichte sich zu einander verhalten wie die Zahlen der Variationsreihe. Der Unterstützungspunkt des Balkens, auf dem er in vollem Gleichgewicht ruht, entspricht dann

dem Mittelwert *M* der Variationsreihe. Wenn man aber, was bei rein deskriptiver, nicht mathematischer Betrachtung auch oft genügt, den höchsten Punkt der Kurve einfach als den Mittelwert nimmt, so wird alles was links von ihm liegt als Minusvariante oder Minusabweicher bezeichnet, was rechts liegt als Plusvariante oder Plusabweicher.

Nun müssen wir noch einen notwendigen Begriff ableiten, wiewohl wir uns sonst hier von der mathematischen Seite der Variationsstatistik, wie diese Wissenschaft heißt, fernhalten wollen, da sie für die biologischen Probleme, die uns hier beschäftigen sollen, nicht unerläßlich ist. Jenen Begriff aber müssen wir kennen lernen, weil er uns später noch begegnen wird. Wenn wir eine Variationsreihe aufgestellt haben und wollen sie etwa mit einer anderen vergleichen, die von demselben Objekt zu anderer Zeit genommen wurde, so können wir uns den Vergleich sehr erleichtern, wenn wir eine Durchschnittszahl auf-

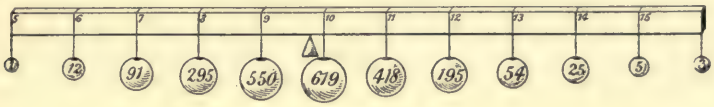


Fig. 17.
Bildliche Darstellung des Mittelwerts einer Variationsreihe durch einen im Gleichgewicht befindlichen Wagebalken. Nach Pearson.

stellen können, die das Maß der Variabilität in einer solchen Reihe ausdrückt. Die bloße Inspektion einer Reihe könnte die Variationsbreite, die sie zum Ausdruck bringt, als ein solches Maß erscheinen lassen. Es ist klar, daß das nicht angängig ist, wenn man bedenkt, daß diese beträchtlich von der Zahl der Messungen abhängig ist. Wenn etwa bei unserem obigen Beispiel der Flügelfärbung der Nonne uns nur ein Teil der Falter vorgelegen hätte, so hätte es ganz gut sein können, daß Stücke der hellsten oder dunkelsten Sorte überhaupt gefehlt hätten, und dann wäre die Variationsbreite scheinbar geringer. Oder wenn wir die zehnfache Anzahl von Individuen zur Verfügung gehabt hätten, wäre vielleicht noch eine hellere Variation gefunden worden als Klasse 1 (was tatsächlich der Fall ist) und die Variationsbreite wäre größer erschienen. Ein Variabilitätsmaß muß also hiervon unabhängig sein. Man hat sich nun aus hier nicht zu erörternden Gründen auf ein Maß geeinigt, das die Standardabweichung

oder Streuung heißt. (Die ältere Literatur benutzt allerdings ein anderes Maß.) Diese Streuung σ stellt dar die Quadratwurzel aus dem mittleren Quadrat der Abweichungen vom Mittelwert. Wenn a die Abweichung ist, die eine jede Klasse vom Mittelwert zeigt, p die Zahl der Individuen, die ja diese Abweichung zeigen, n die Gesamtzahl der in der Variationsreihe vorliegenden Individuen, so ist die Standardabweichung $\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n}}$. ($\Sigma$ ist das Summenzeichen). Es ist klar, daß man, um σ zu berechnen, zunächst den Mittelwert kennen muß. Bei einer völlig symmetrischen Variationsreihe fällt er mit der Klasse der größten Individuenzahl zusammen. Das ist aber meist nicht der Fall und er muß daher erst ausgerechnet werden. In der naivsten Weise — man denke an die Versinnlichung durch den Wagebalken — geschieht dies, indem man je den Klassenwert mit der Zahl der zugehörigen Varianten multipliziert, sämtliche Produkte addiert und durch die Gesamtzahl der Individuen dividiert. Wählen wir einmal als Beispiel die schon einmal gegebene Reihe der Zähnchen auf dem Kieferrand von Nereis limbata:

Zahl der Zähnchen:	2	3	4	**5**	6	7	8
Zahl der Individuen:	7	30	80	**148**	98	29	6

so erhielten wir

$$\begin{aligned} 7 \cdot \ 2 &= \ 14 \\ 3 \cdot \ 30 &= \ 90 \\ 4 \cdot \ 80 &= 320 \\ 5 \cdot 148 &= 740 \\ 6 \cdot \ 98 &= 588 \\ 7 \cdot \ 29 &= 203 \\ 8 \cdot \ 6 &= \ 48 \\ \Sigma &= 2003 \end{aligned}$$

die Gesamtzahl $n = 398$

$$\frac{\Sigma}{n} = \frac{2003}{398} = 5{,}03 = \text{dem Mittelwert } M.$$

Bei größeren Reihen ist dies Verfahren natürlich sehr umständlich und es läßt sich durch einfachere Methoden ersetzen, die wir aber für unsere Zwecke der Begriffserklärung nicht brauchen. Wer sie erlernen muß, findet eine wunderbar klare Anleitung in Johannsens berühmtem Lehrbuch. Berechnen wir nun σ für die gleiche Variationsreihe. Wenn wir uns der Vereinfachung halber mit einer Dezimalstelle des Mittel-

werts begnügen, dann können wir ihn auf 5,0 abrunden. Die Abweichungen von ihm sind dann —3—2—1 0+1+2+3, ihre Quadrate 9, 4, 1, 0, 1, 4, 9. Diese Quadrate multipliziert mit p, der Zahl der Individuen in jeder Klasse, ergibt:

$$\begin{aligned} 9 \cdot \quad 7 &= 63 \\ 4 \cdot \ 30 &= 120 \\ 1 \cdot \ 80 &= \ 80 \\ 0 \cdot 148 &= \ \ 0 \\ 1 \cdot \ 98 &= \ 98 \\ 4 \cdot \ 29 &= 116 \\ 9 \cdot \quad 6 &= \ 54 \\ \hline \Sigma p a^2 &= 531 \end{aligned}$$

$$n = 398$$

$$\frac{\Sigma p a^2}{n} = \frac{531}{398} = 1{,}33$$

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p a^2}{n}} = \pm \sqrt{1{,}33} = 1{,}15$$

Diese Standardabweichung ist nun eine nach der Klasseneinteilung benannte Zahl. Wenn Gewichte in Gramm verglichen würden, so wäre σ in Gramm ausgedrückt. Um verschiedene derartige Kurven nun vergleichen zu können, kann man die Standardabweichung auch in Prozenten des Durchschnitts ausdrücken und erhielte dann den Variationskoeffizient $v = \frac{100\,\sigma}{M}$, das wäre in unserem Fall $\frac{100 \cdot 1{,}15}{5} = 23$. ($v$ ist allerdings ein Koeffizient, dessen Anwendung sich nicht allgemeiner Wertschätzung erfreut.) Eine für weitere Verwendung genügende variationsstatistische Angabe hätte also im mindesten zu bestehen aus der Variationsreihe resp. Kurve, dem Mittelwert, der Standardabweichung resp. dem Variationskoeffizient. Dazu käme noch eine Angabe über den mittleren Fehler, der einer jeden derartigen Bestimmung anhaftet und der eine Bestimmung z. B. die des Mittelwerts innerhalb gewisser Grenzen schwanken läßt. Man begegnet daher Angaben wie der Mittelwert $M = 52{,}09 \pm 0{,}28$, wobei letztere Zahl den Mittelfehler darstellt. Seine Berechnung soll aber hier nicht erörtert werden.

Wir sind nunmehr mit den elementarsten Hilfsmitteln ausgerüstet, um an die Betrachtung der biologischen Tatsachen zu gehen. Es sind

allerdings nur die elementarsten, denn es läßt sich leicht denken, daß in der Natur die Verhältnisse nicht immer so einfach liegen, wie an den hier ausgewählten besonders klaren Beispielen. Da begegnet man Variationskurven, die zwar symmetrisch, aber zu hochgipfelig oder zu tiefgipfelig sind, oder solchen, die unsymmetrisch, schief sind, vielleicht sogar nur halb, andere erscheinen gar zwei- oder mehrgipfelig. Der Betrachtung solcher Erscheinungen wie des Vergleichs verschiedener Kurven, kurzum der mathematischen Analyse der Variabilität, hat sich ein besonderes Grenzgebiet zwischen Biologie und Mathematik, die Variationsstatistik, gewidmet. Durch die Bemühungen von Forschern wie Pearson, Davenport, Weldon, Ludwig, Duncker, Yule hat sie komplizierte Methoden zur genauen Betrachtung des gegebenen Materials entwickelt. Von ihren Resultaten werden wir in den nächsten Vorlesungen noch manches erfahren. Da aber für uns die Variationslehre nicht Selbstzweck, sondern nur den exakten Ausgangspunkt für das Vererbungsproblem darstellt, so dürfte diese elementarste Einführung genügen, um uns alles weitere verstehen zu lassen.

Dritte Vorlesung.

Die Ursachen der Variabilität. Lebenslagevariation, Standortsvariation und ihre experimentelle Beeinflussung. Äußere und innere Ursachen der Variabilität.

Die Tatsache der Variabilität und die Möglichkeit, sie exakt zahlenmäßig zu betrachten, ist uns nun bekannt. Bevor wir uns nun einmal daran machen, zu sehen, welche Bedeutung die variationsstatistischen Methoden für die Lösung der biologischen Probleme der Erblichkeitslehre besitzen, bietet sich uns eine Vorfrage dar, nämlich die nach den Ursachen der Variabilität und ihrer so charakteristischen Form. Für Darwin, der sich allerdings gerade mit dieser Frage weniger intensiv befaßte, stand es wohl fest, daß die Bedingungen der Umgebung, in denen der Organismus lebt, es sind, die die Variationen verursachen. In der nachdarwinschen Zeit wußte sich aber mehr und mehr eine Ansicht Geltung zu verschaffen, die im Rahmen eines komplizierten

Theoriengebäudes auch die Variabilität von anderer Seite betrachtete. Wenn sie nach Weismann in letzter Linie auch durch die äußeren Bedingungen verursacht ist, so ist das entscheidende doch der Zustand der Vererbungssubstanz, des Keimplasmas, dessen Einzelteilchen dauernd Schwankungen unterworfen sind, die sich im Lauf der Generationen summieren, sodaß schließlich unter dem Einfluß jener Keimplasmavariationen sich sichtbare Variationen auch am Körper zeigen können. Ein innerer Faktor wäre also als die wesentliche Ursache der Variabilität anzusehen. Wenn wir uns nun in dieser Frage Auskunft verschaffen wollen, so leitet uns schon die einfache Betrachtung des in der vorigen Vorlesung Vorgebrachten auf den richtigen Weg. Wir hatten gesehen, daß die Variabilität der einzeln betrachteten Merkmale wohl stets dem Queteletschen Gesetz folgt. Benutzen wir nun einmal aus Gründen, die sogleich hervortreten werden, eine etwas andere Darstellungsweise, auf die sich nebenstehende Figur 18 bezieht. Es handelt sich um die Variabilität in der Länge von Bohnensamen. 450 Samen einer Population wurden gemessen und nach ihrer Länge geordnet, die zwischen 8 und 16 mm schwankte. Die Variationsreihe lautete:

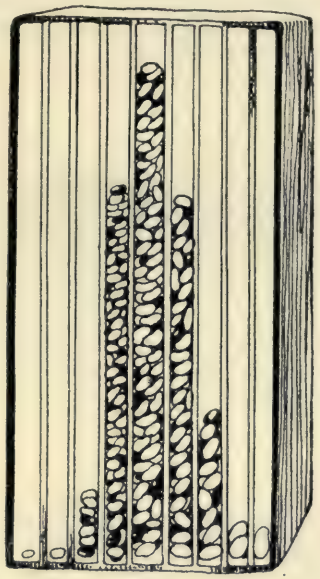


Fig. 18.
Anschauliche Darstellung der Variabilität der Größe von Bohnensamen. Nach De Vries.

Länge in mm:	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Anzahl Bohnen:	1	2	23	108	167	106	33	7	1

Fig. 19 gibt das zugehörige Variationspolygon, bei dem für jede Bohnensorte ein Beispiel abgebildet ist. In eine Glaswanne, die in neun Abteilungen geteilt ist, die den neun Größenklassen der Bohnen entsprechen, werden diese nun so eingefüllt, daß jede Abteilung die zu ihrer Klasse gehörige Bohnenzahl erhält. Es entsteht dann ein Bild, wie es Fig. 18 zeigt, wobei die Bohnen als Treppenkurve erscheinen.

(Von dem kleinen Fehler, der der wirklichen Kurve gegenüber dadurch entsteht, daß die kleinen Bohnen weniger Platz einnehmen als die großen, muß natürlich abgesehen werden.) Das ist natürlich nichts als eine andere Demonstration des Queteletschen Gesetzes.

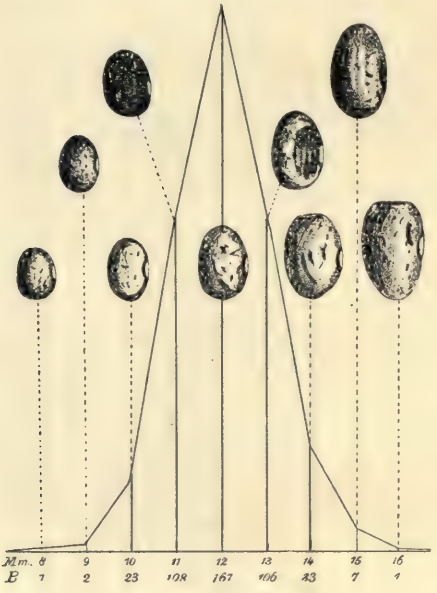


Fig. 19.
Variationspolygon der Größe der Bohnensamen zu Fig. 18 mit den eingezeichneten Typen der Größenklassen. Bei *B* die Häufigkeitsreihe. Nach De Vries.

Nun nehmen wir einmal nebenstehend abgebildeten kleinen Apparat zur Hand, den Galton angab und der ganz ähnlich aussieht, wie ein Tivoli genanntes Kinderspielzeug (Fig. 20). Auf einem Brett finden sich in gleichen Zwischenräumen Reihen von senkrechten Nadeln, die innerhalb der Reihen alternieren. Oben ist durch Holzbacken eine trichterförmige Eingangspforte hergestellt und unten sind kleine Abteilungen abgegrenzt. Wird nun das Brett schräggestellt und durch den Trichter eine Anzahl Schrotkugeln eingeschüttet, so laufen sie zwischen den Nadeln hindurch und füllen dann die Fächer so aus, wie es die Abbildung zeigt, d. h. sie bilden hier eine ebensolche Treppenkurve, wie wir sie eben von den Bohnen sahen. Hier ist nun die Ursache klar. Jeder Schrotkugel, die das Bestreben hat, geradenwegs in das Mittelfach hineinzurollen, stellen sich in den Nadeln Hindernisse entgegen, die sie von ihrem Weg ablenken. Da die Hindernisse nach rechts wie links gleichmäßig wirken, werden sie sich vielfach gegenseitig aufheben, sodaß die Mehrzahl der Kugeln doch richtig ins Mittelfach gelangt. Bei anderen wird sich aber eine Abweichung aus der Bahn ergeben, die die Kugeln nach rechts oder links lenkt, und zwar ist für jede Seite gleich viel Wahrscheinlichkeit vor-

handen. Manche Kugeln werden wenig abgelenkt, indem es der Zufall gibt, daß außer den vielen nach rechts oder links ziehenden Hindernissen, die sich gegenseitig ausgleichen, auch einige nur einseitig wirken. Es ist klar, daß ein immer größerer und daher seltenerer Zufall, daß sich solche einseitig wirkende Hindernisse wiederholen, notwendig ist, je größer ihre Zahl ist, und daher werden in die äußersten Abteilungen, die nur den Kugeln zugänglich sind, die der Zufall immer wieder nach der gleichen Richtung ablenkt, nur die allerwenigsten Kugeln gelangen. Das entstandene Bild ist also ein Ausdruck der Wirkung des Zufalls, und wir würden es bei jeder Versuchsanordnung erhalten, die zufällige Abweichungen von einer Norm zum Ausdruck bringt. Die Binomialkurve, wie wir eine derartige symmetrische Figur als Kurve gezeichnet nannten, ist, wie uns dieser kleine Versuch anschaulich macht, also ein Ausdruck des Gaussschen Fehlergesetzes, welches ganz allgemein besagt, daß in einer Beobachtungsreihe bei gleicher Beobachtungsweise die Häufigkeit eines Beobachtungsfehlers eine Funktion seiner Größe ist. Je mehr sich ein Fehler von dem Mittelmaß entfernt, um so seltener ist er und umgekehrt. Und jetzt wird uns klar, was dieses berühmte Gesetz,

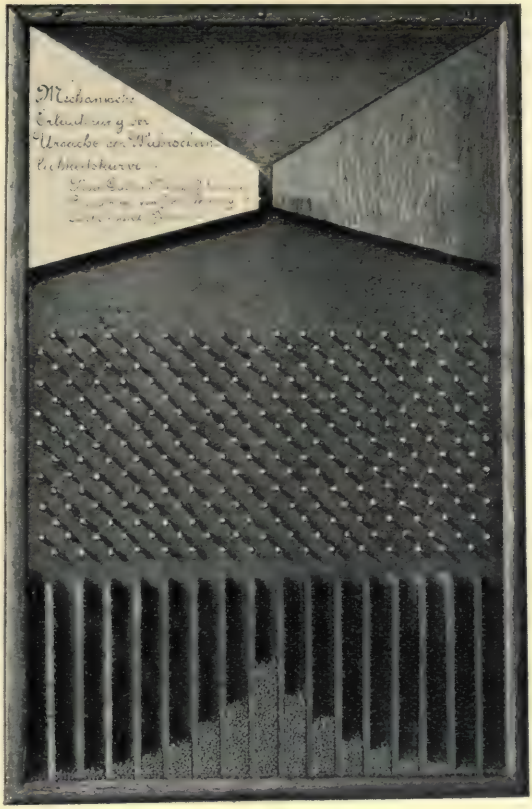


Fig. 20. Galtons Zufallsapparat.

von dem Galton einmal sagte, daß es die alten Griechen als Gottheit verehrt haben würden, wenn sie es gekannt hätten, auch für die belebte Welt bedeutet. Denn wenn wir nun aus dem identischen Ausfall des Bohnenversuchs — und er ist ja der Typus für die normale Art der Variabilität — und des Schrotkugelspiels einen Schluß ziehen dürfen, so muß er so lauten: Der Bohnengröße oder überhaupt jedem variierenden Merkmal kommt eine bestimmte Größe oder Wert zu, sein Mittelwert. Er wird aber nicht erreicht, indem die Natur „Beobachtungsfehler" macht, die um so seltener werden, je größer sie sind. Die Natur macht Beobachtungsfehler heißt aber nichts anderes, als sie wirkt ebenso auf die Merkmale, wie die Stecknadeln auf die Schrotkugeln. Dem Organismus stellen sich in Gestalt der Gesamtheit der äußeren Lebensbedingungen Hindernisse in den Weg, die ihn teils nach dieser, teils nach jener Seite ziehen und um so seltener in ihrer Wirkung in Erscheinung treten, je größer sie ist. Mit anderen Worten: Wir leiten den Schluß ab, daß die charakteristischen Erscheinungen der Variabilität nichts anderes sind als der Effekt der äußeren Bedingungen.

Ist das nun richtig, so muß es auf dreierlei Weisen bewiesen werden. Erstens muß gezeigt werden, daß eine Veränderung in den äußeren Bedingungen auch mit einer Veränderung in der Variabilität verbunden ist. Es muß etwa unter dem Einfluß veränderten Mediums eine Verschiebung der Variabilitätskurve stattfinden. Sodann muß gezeigt werden können, daß Formen mit geringer Variabilität durch wechselvolleres Milieu zu stärkerem Variieren gebracht werden können. Und drittens muß sich umgekehrt zeigen lassen, daß stark variierende Formen durch Gleichartigkeit der Bedingungen in ihrer Variabilität eingeschränkt, ja diese vielleicht sogar ganz aufgehoben werden kann. Betrachten wir daraufhin nun einmal die Tatsachen.

Was zunächst den ersten Punkt betrifft, die Veränderung einer Variationsreihe unter dem Einfluß äußerer Bedingungen, so ist er schon aus der reinen Beobachtung zu erschließen. Eine Fülle biologischer Tatsachen — von denen besonders reiches Material, wie überhaupt für alle diese Fragen, von Darwin beigebracht ward — ist bekannt, die alle zeigen, daß sich Tiere verändern, wenn sie in anderen als ihren typischen Lebensbedingungen sich befinden. Von Bedingungen, die

sich analysieren lassen, also nicht einfach allgemein als „veränderte Lebenslage" bezeichnen lassen, sei nur eine als Beispiel angeführt, der Einfluß des Salzgehalts auf Wassertiere. Bateson konnte die Herzmuscheln (Cardium edule) zentralasiatischer Seen untersuchen, die einen langsamen Eintrocknungsprozeß durchmachen, sodaß an ihrem Rand sieben aufeinanderfolgende Terrassen sich finden, die verschiedenem Salzgehalt entsprechen. In ihnen nehmen nun die Schalen immer mehr an Dicke ab, sodaß sie in der untersten, also salzigsten Zone direkt hornig waren. Hand in Hand damit gingen Veränderungen der Farbe, Struktur und Größe, und alle diese Eigenschaften erwiesen sich bei allen Individuen eines Horizonts als gleichförmig. Und Bateson schließt denn auch, daß die Salzigkeit resp. entsprechende äußere Bedingungen die Ursachen der Variation darstellen.

Solche Beobachtungen kommen aber auch immer wieder zum Vorschein, wenn variationsstatistische Untersuchungen angestellt werden.

Bei Anstellung von Kulturen in verschiedenen Jahren, ist die Gesamtheit der äußeren Bedingungen, das was man Lebenslage nennt, ja immer etwas verschieden, und die variationsstatistische Untersuchung der verschiedenen Materialien muß dann eine eventuelle Wirkung solcher Differenzen ja hervortreten lassen. Sie geht denn auch klar aus folgender Tabelle nach Johannsen hervor, der die Samengewichte von Bohnen desselben Stammes[1] in sechs aufeinander folgenden Generationen vergleicht:

Jahrgang	Zahl der Bohnen	Mittleres Gewicht der extremsten		Mittleres Gewicht ca.
		Minus-abweicher	Plus-abweicher	
1903	252	55	80	64
1904	711	50	87	73
1905	654	43	73	55
1906	384	46	84	63
1907	379	56	81	74

[1] Es handelt sich hier um Glieder einer reinen Linie, ein Begriff, der uns später beschäftigen wird. Hier sei nur gesagt, daß die an reinen Linien gewonnenen Resultate noch wesentlich beweisender sind, als die an Populationen.

Es geht daraus hervor, daß innerhalb des gleichen Materials unter dem Einfluß der nicht weiter kontrollierten Lebenslage der Mittelwert des Bohnengewichts z. B. im Jahr 1905 etwa 55 betrug, im Jahr 1907 aber 74. Es bestand also gewissermaßen eine Variabilität der Variation in der Zeit, das was Johannsen eine kollektive Variabilität nennt. Auch die zoologischen Studien haben das gleiche ergeben. Ein in typischer Weise der fluktuierenden Variabilität unterworfenes Merkmal ist die Kopfhöhe oder Helmhöhe der Süßwasser bewohnenden Daphnien, auch die Länge ihres Schwanzstachels u. a. Diese Formen pflanzen sich durch Parthenogenese fort, sodaß innerhalb eines Sommers zahlreiche

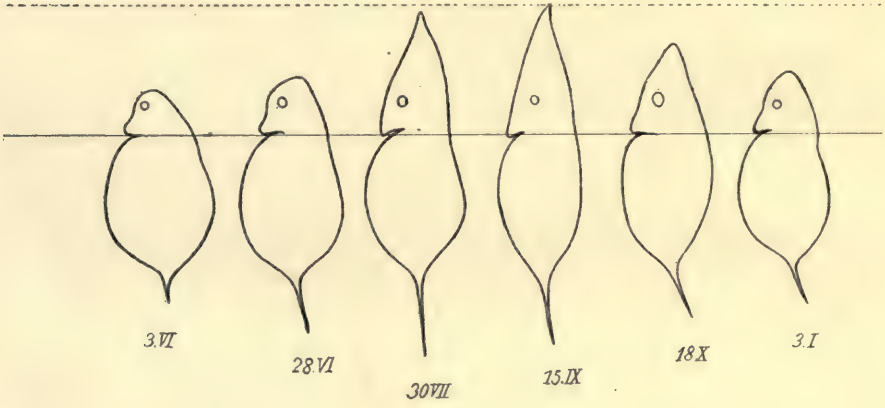


Fig. 21.
Cyklomorphose der Helmhöhe und Stachellänge von Hyalodaphnia im Anschluß an Wesenberg-Lund nach Woltereck.

Generationen nacheinander auftreten. Man weiß nun schon lange, daß in einem und demselben See die verschiedenen aufeinander folgenden Generationen einen ganz verschiedenen Mittelwert der Kopfhöhe haben, derart, daß die Frühsommergenerationen niedrige Köpfe haben, die dann in weiteren Generationen höher werden, bei der Spätsommergeneration ihr Maximum erreichen und dann wieder zum Herbst und Winter hin in den letzten Generationen des Jahres abnehmen, kurz daß in der Helmhöhe das stattfindet, was man eine Cyclomorphose nennt. Nebenstehende Figur 21 zeigt es in einem Schema der aufeinander folgenden durchschnittlichen Größen; wir werden bald nochmals auf

die Erscheinung zurückzukommen haben. Hier sei eben nur die Tatsache der Verschiebung des Typus eines variabeln Merkmals im Zusammenhang mit der Lebenslage, in diesem Fall ausgedrückt durch die Jahreszeit, festgestellt.

Um diese Verschiebung nun exakt zu beschreiben, müssen wir sie natürlich auf die Variationskurve oder -Reihe eines Merkmals beziehen. Besonders schön läßt sich das auf zoologischem Gebiet an den Zahlenreihen demonstrieren, die Tower für den Coloradokäfer gegeben hat. Hier bezieht sich die kollektive Variabilität oder place variation auf alle die Farben und Zeichnungen des Tieres, von denen wir ein Beispiel, die Zeichnung des Halsschildes, oben in Fig. 12 abgebildet haben. Die folgende Tabelle bezieht sich auf die gleiche Zeichnung der Art Leptinotarsa decemlineata. Die erste Kolumne gibt den Jahrgang, die zweite die Generation, da dieser Käfer zweimal im Jahr brütet, die folgenden die Zahlen der Individuen in Prozenten ausgedrückt (es wurden immer mehrere tausend gezählt), die sich in den einzelnen Färbungsklassen, von denen 13 unterschieden werden, finden:

Jahr	Generation	Färbungsklasse												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1895	1	—	—	—	—	1	5	14	**54**	20	3	3	—	—
	2	—	—	—	—	—	2	2	14	24	**41**	9	5	3
1896	1	—	—	—	—	—	1	3	16	18	**51**	7	4	—
	2	—	—	—	—	—	6	**61**	19	7	4	3	—	—
1897	1	—	—	—	1	3	20	**50**	22	4	—	—	—	—
	2	—	—	—	—	—	2	22	**59**	14	2	1	—	—
1898	1	—	—	—	—	1	2	19	**49**	17	7	3	1	1
	2	—	—	1	1	2	6	25	**36**	22	5	2	—	—
1899	1	—	—	—	—	—	1	3	20	**47**	26	2	1	—
	2	—	—	—	—	—	1	4	7	23	**36**	16	9	4
1900	1	1	1	1	4	11	**34**	20	15	8	2	2	1	—
	2	—	—	—	—	12	**41**	30	12	2	1	1	1	—
1901	1	1	2	3	4	7	19	**40**	15	6	2	1	—	—
	2	—	—	1	1	4	5	16	**41**	21	5	3	2	1
1902	1	—	1	1	2	5	11	**44**	18	10	4	2	1	1
	2	—	—	—	1	3	8	**48**	26	10	3	1	—	—

Fig. 22. Geographische Formenkette der Schalen von Cerion glans von in westöstlicher Richtung fortschreitenden Fundorten. Nach Plate.

Man sieht hier auf das Deutlichste, wie an der gleichen Lokalität die beiden Generationen von 1900 den Mittelwert (genauer gesagt, die größte Variantenzahl) bei der Färbungsklasse 6 aufweisen, während die zweite Generation z. B. von 1899 ihn bei Klasse 10 hat. Man erkennt aber auch, daß verschiedentlich die Form der Kurve (die sich auch aus der Reihe an der Stellung der fettgedruckten Mittelklasse erkennen läßt) stark verändert wird. So ist sie in der ersten Generation von 1895 sehr schön symmetrisch, in der zweiten Generation von 1896 aber sehr schief nach links verschoben.

Läßt nun die Lebenslagevariation nur den Schluß zu, daß die Wirkungen des Milieus für die Erscheinungen der Variabilität verantwortlich zu machen sind, so kommen wir zum gleichen Resultat bei Betrachtung einer enge damit zusammenhängenden Erscheinung, der geographischen oder Standorts-Variabilität. In der Pflanzen- und Tiersyste-

matik spielt ja die Tatsache eine große Rolle, daß dieselbe Art in verschiedenen Teilen ihres Verbreitungsgebietes in kleinen Eigenschaften verschieden ist. Viele tiergeographische Probleme sucht man sogar vorwiegend aus dem Vergleich der verschiedenen Standortsformen variabler Arten zu erklären; besonders die Schnecken liefern ein ausgezeichnetes Material solcher geographischer Formenketten, wie Sarasin für die celebensischen Landschnecken, Plate für die Cerionformen der Bahamas ausführte. Nebenstehende Fig. 22 zeigt eine solche Formenkette von Cerion glans, wie sie dort in der Richtung von West nach Ost (I—IX) auftritt. (Nebenbei sei bemerkt, daß Davenport versucht hat, diese Formenkette durch Bastardierung zu erklären; der Beweis ist noch nicht gelungen.) Aber man braucht gar nicht so weit zu gehen. Unsere gewöhnliche Helix nemoralis, deren Variabilität uns später beschäftigen wird, zeigt sichtlich die gleiche Erscheinung, indem sie nach Leydig von Mainz rheinabwärts von hellem Gelb bis zu chokoladenbraun variiert. Ein entsprechendes Beispiel aus anderen Tiergruppen wäre aus den interessanten Befunden Allens an nordamerikanischen Vögeln und Säugetieren zu entnehmen. So stellt er fest, daß im Norden und Osten von Nordamerika die Variationen mehr nach Verdunkelung, Melanismus tendieren, im Süden und Südost mittlere Färbungen vorherrschen und im äußersten Süden und Südwesten starke Aufhellung, Albinismus sich findet. Hand in Hand damit gehen aber auch Größendifferenzen, derart, daß im allgemeinen nördliche Formen größer erscheinen als südliche. Die folgende Tabelle gibt einige Daten für Vögel wieder, indem die prozentuale Größendifferenz nördlicher gegenüber südlichen Tieren verzeichnet ist:

Form	Größendifferenz nördlicher Exemplare gegenüber südlichen in %		
	Körperlänge	Flügelspannung	Schwanzlänge
Pipilo erythrophthalmus	+ 3,9	+ 14,6	— 5,6
Sturnella ludoviciana	+ 6,3	+ 3,8	+ 10,9
Cyanura cristata	+ 6,6	+ 11,6	— 2,2
Ortyx virginianus	+ 7,6	+ 9,0	+ 11,9
Quiscalus purpureus	+ 3,6	+ 6,6	+ 1,5

Besonders klar tritt das hervor, wenn wir wieder für das schon so oft betrachtete Merkmal des Halsschildes des Coloradokäfers eine Tabelle nach Towers Angaben ansehen, weil dabei die gesamte fluktuierende Variabilität berücksichtigt ist. Es sind im Ganzen 20 Färbungsklassen unterschieden, von denen die erste völligen Albinismus, die letzte völligen Melanismus bedeutet. Die Angaben beziehen sich wieder auf Prozente des Gesamtmaterials, für das in der letzten Spalte die Zahl der benutzten Generationen angegeben ist, da es ja nötig ist, mehrere zu benutzen, um die Wirkung der Lebenslagevariation auszuschalten. Die folgende Tabelle bezieht sich auf L. decemlineata:

Standort	Klassen																				Generationen
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
Arizona	—	1	5	18	**45**	20	9	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Neu Mexico	—	4	9	**49**	16	12	6	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5
West Texas	—	—	1	4	19	**40**	22	9	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Ost Texas	—	—	—	—	2	5	19	**31**	20	10	10	3	—	—	—	—	—	—	—	—	7
Louisiana	—	—	—	1	1	10	17	**30**	20	14	5	2	—	—	—	—	—	—	—	—	3
Florida	—	—	—	—	—	1	5	10	16	**26**	21	11	9	1	—	—	—	—	—	—	2
Georgia	—	—	—	—	—	—	3	4	14	27	**34**	14	3	1	—	—	—	—	—	—	5
Virginia	—	—	—	—	—	3	10	20	**25**	24	16	1	1	—	—	—	—	—	—	—	4
Long Island	—	—	—	—	—	3	8	11	**30**	19	14	10	5	—	—	—	—	—	—	—	6
Ost Massachusetts	—	—	—	—	—	—	4	9	21	**30**	17	9	7	3	—	—	—	—	—	—	16
Süd Maine	—	—	—	—	3	4	14	18	**27**	21	12	1	—	—	—	—	—	—	—	—	6
Neuschottland	—	—	1	4	4	9	15	**34**	20	10	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Ontario	—	—	—	—	—	1	6	9	16	**30**	18	9	6	4	1	—	—	—	—	—	7
Nord Ohio	—	—	—	—	—	—	1	5	15	**31**	18	16	8	6	—	—	—	—	—	—	3
Nord Illinois	—	—	—	—	—	2	9	18	**30**	20	15	4	2	—	—	—	—	—	—	—	8
Wisconsin	—	—	—	—	1	13	15	**28**	23	14	3	2	1	—	—	—	—	—	—	—	2
Dakota	—	—	—	1	1	15	20	**27**	17	11	4	3	1	—	—	—	—	—	—	—	3
Colorado	—	—	—	—	3	13	24	**25**	20	10	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6
Kansas	—	—	2	7	19	**24**	20	9	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Süd Illinois	—	—	—	—	—	—	2	5	14	**30**	20	15	9	4	1	—	—	—	—	—	5
Süd Ohio	—	—	—	—	1	4	6	10	**31**	19	15	8	6	—	—	—	—	—	—	—	7
Kentucky	—	—	—	—	—	2	4	18	**30**	19	13	8	4	2	—	—	—	—	—	—	2
West Pennsylvania	—	—	—	—	2	9	20	**29**	19	16	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	2

Man sieht daraus, in wie vielen verschiedenen Klassen sich der Mittelwert finden kann. Es ist klar, daß die so festgestellte Standortsvariabilität nichts wesentlich anderes als die Lebenslagevariabilität ist, indem man annehmen muß, daß in klimatisch verschiedenen Gebieten der allgemeine klimatische Charakter stärkere Wirkung ausübt als die übrigen Lebenslagefaktoren, sodaß diese letzteren daher neben ersteren keine entscheidende Rolle spielen. Eine genaue Bestimmung, um welche klimatischen Faktoren es sich handelt, ist natürlich schwer zu geben. Tower weist darauf hin, daß diese geographische Farbenvariation sichtlich den gleichen Gesetzen gehorcht, wie sie Allen, wie schon erwähnt, für die Säugetiere und Vögel fand. Dieser Forscher aber glaubt, daß die Steigerung der Färbung von Norden nach Süden zu Hand in Hand geht mit der Steigerung der Sonnenstrahlung und der Feuchtigkeit, ebenso die gleiche Erscheinung in der Richtung von Osten nach Westen, da die Dunkelheit der Färbung direkt der Niederschlagsmenge proportional erscheint.

Doch damit seien es genug der Beispiele dieser Art, die nur einen indirekten Schluß auf die Ursachen der Variabilität erlauben. Eine direkte Antwort gibt natürlich nur das Experiment und es sollen uns daher einige Beispiele zeigen, wie es zum gleichen Resultat führen muß.

Beginnen wir auch hier wieder mit Versuchen, die die Variabilität einfach biologisch betrachten, also nicht unter Zuhilfenahme variationsstatistischer Betrachtungsweise. Da ließen sich besonders aus dem Pflanzenreich eine unendliche Fülle von Beispielen nennen, da gerade diese experimentellen Veränderungen der Pflanze und ihrer Teile unter dem Einfluß äußerer Faktoren — Biaiometamorphosen nennt sie Lotsy mit einem monströsen Ausdruck — einen Hauptteil der experimentellen Pflanzenmorphologie ausmachen. Besonders Göbel hat ja dieses Gebiet durch bahnbrechende Untersuchungen bereichert. Umstehende Fig. 23 zeigt einen besonders instruktiven Fall: Im Wasser kultiviert hat die Landpflanze Limnophila heterophylla (rechts und links im Bild) Seitensprosse hervorgebracht, die ganz andersartige, zerteilte Blätter, die Wasserblätter, besitzen. Ebenso lassen sich durch Lichtwirkung Kakteen zwingen, cylindrische statt flache Sprosse zu bilden, andere Pflanzen durch schlechte Nahrung sich veranlassen,

Veränderungen der Blütenfarbe, der Blattgestalt hervorzubringen oder sogar kleistogame Blüten zu erzeugen. Aber auch das Tierreich bietet ein reiches Material, das auf experimentellem Weg erzeugte Lebenslagevarianten demonstriert. Da müssen als einfachste und auch am längsten bekannte Versuche die Akklimatisationsexperimente erwähnt werden. Um auf ein schon erwähntes Beispiel, die in Zeichnung und

Fig. 23.
Limnophila heterophylla, in der Mitte ein Trieb mit Landblättern, die beiden Seitentriebe haben bei Wasserkultur Wasserblätter gebildet. Nach Göbel.

Färbung so variable Schale von Helix nemoralis zurückzukommen, so hat sich gezeigt, daß sie, in Amerika eingeführt, eine ganz außerordentliche Verschiebung ihrer Variabilität erfuhr, derart, daß man nach einigen Jahren 67 in Europa unbekannte Varietäten zählte. Ebenso ist es bekannt, daß Säugetiere warmer Klimata in unseren Menagerien und zoologischen Gärten einen Winterpelz bilden können. Weitere Beispiele werden uns gleich begegnen.

Es ist naheliegend, daß für diese Veränderungen, die ja nichts anderes sind als die oben schon beschriebenen geographischen Variationen, klimatische Faktoren verantwortlich zu machen sind, also vor allem Temperatur und Feuchtigkeit. Und in der Tat haben Experimente mit diesen Faktoren einen außerordentlichen Einfluß auf die Variabilität ergeben. Wenn wir auch hier zunächst nur solche Studien berücksichtigen, die noch nicht auf dem sicheren Boden der statistischen Analyse stehen, so gehören hierher vor allem die berühmten Temperaturexperimente an Schmetterlingen, die von Dorfmeister inauguriert jetzt

Fig. 24.
Araschnia levana (links oben) und prorsa (rechts unten) verbunden durch im Temperaturexperiment erzeugte Übergangsformen.

wohl den am besten ausgearbeiteten Teil dieses Kapitels der tierischen Biologie darstellen. Wenn wir hier nur die Hauptresultate betrachten — weitere werden uns auch noch in anderem Zusammenhang begegnen — so gingen die Experimente ja davon aus, den Saisondimorphismus zu erklären, die Tatsache, daß in zwei Generationen fliegende Schmetterlinge typisch verschiedene Frühjahrs- und Sommerformen haben können, wofür das klassische Beispiel Vanessa levana und prorsa ist. Da der Verdacht nahe lag, daß die Differenzen durch verschiedene Temperaturen bedingt sind, behandelte Dorfmeister die Puppen, die die Sommerform geben sollten, mit Kälte und umgekehrt und konnte

dadurch auch aus ihnen die Frühjahrsform und umgekehrt erzielen. Und so lassen sich durch abgestufte Temperatureinwirkung auch alle Zwischenformen herstellen, wie vorstehende Figur 24 demonstriert, in der einige solche experimentell erzeugte Typen in der Reihenfolge von levana zu prorsa abgebildet sind. Die zahlreichen Untersuchungen, die auf diesem Gebiet an den verschiedensten Objekten und von den verschiedensten Forschern ausgeführt wurden, haben nun alle dazu geführt, zu zeigen, daß man durch geeignete Temperatureinwirkung auf Puppen die aus der Natur bekannten klimatischen Varietäten erzeugen kann. Standfuss, der Meister der experimentellen Schmetterlingszüchtung, der (bis zum Jahre 1905) 48 500 Individuen in solchen Experimenten bearbeitete, hält folgende Punkte für die Hauptresultate: 1. Viele Arten leben an verschiedenen Orten ihres Verbreitungsgebietes in Form von Lokalrassen. Sie lassen sich experimentell in täuschender Weise erzielen oder doch wenigstens annähernd und zwar betrifft das sowohl Färbung wie Gestalt der Flügel. So kann aus Puppen des gewöhnlichen Schwalbenschwanzes (Papilio machaon), wenn sie mit 37—38° C behandelt werden, ein Falter schlüpfen, der durchaus der palästinensischen Sommerform aus Jerusalem gleicht. Oder aus den Puppen des gemeinen kleinen Fuchs, Vanessa urticae, können durch Wärme Formen erzogen werden, die der südlichen Varietät ichnusa gleichen, durch Kälte aber solche, die den nördlichen Arten milberti und polaris gleichen. 2. In der Natur kommen oft Aberrationen vor, die sich in ihrem Kleid beträchtlich von dem Normaltypus entfernen. So hat das Tagpfauenauge, Vanessa io, Aberrationen, in denen die Augenflecke verschwinden. Wir werden sie später noch zu erwähnen haben. Durch das Temperaturexperiment können sie aber ebenfalls hervorgerufen werden und zwar auch in allen Abstufungen von der Normalform zur Aberration. Nebenstehende Fig. 25 zeigt uns die Stammform nebst drei Temperaturaberrationen in einer Serie, die durch viele Zwischenformen verbunden zum Verlust der Augenflecken führt. 3. Bei Faltern, die in beiden Geschlechtern verschieden gefärbt sind, kann dieser sexuelle Dimorphismus aufgehoben werden. 4. Es können durch Temperatureinwirkungen Falter unter Umständen in ihrem Farbenkleide an ganz andere verwandte Arten angenähert werden, so

der Schwalbenschwanz, Papilio hospiton, in der Richtung auf unsern gewöhnlichen machaon. 5. Es können endlich durch Vertauschung der Lebensbedingungen Verschiebungen der Formen anderer Art stattfinden. So wächst die große Pappelglucke, Gastropacha populifolia, während der kühlen Jahreszeit im Herbst und Frühjahr langsam in etwa 25 Wochen zu einem großen Typus heran. Die sehr nahe verwandte kleine Glucke (Epicnaptera tremulifolia) hingegen wächst als Raupe während der wärmsten Jahreszeit in 11 Wochen heran und ergibt

Fig 25. Vanessa io, das Tagpfauenauge mit künstlich erzeugten Temperaturaberrationen.

eine sehr viel kleinere Form. Wird die Brut der großen Glucke in die Lebensbedingungen der kleinen versetzt, so ergibt sie Falter, die sich der kleinen Art nähern.

Diese kurze Übersicht zeigt uns also, wie tatsächlich im Experiment durch äußere Bedingungen gewisse Variationen erzeugt werden können und ferner, daß, wie im Fall der Vanessa levana, durch abgestufte Einwirkungen auch ganze kontinuierliche Variationsreihen erzeugt werden können, sodaß wir daraus auch die Möglichkeit ableiten können, daß

solche Reihen, da wo sie sich im Rahmen einer natürlichen Variabilität finden, durch die entsprechend wirkende Mannigfaltigkeit der äußeren Bedingungen — die Nägel in Galtons Zufallsapparat — bedingt sind. Für diese Einwirkung klimatischer Faktoren, für die im Experiment neben Temperatur auch Feuchtigkeit wesentlich in Betracht kommt, sei auch noch ein Beispiel aus einer anderen Tiergruppe zugefügt, Beebes Versuche mit Tauben. Die nord- und mittelamerikanische Taube, Scardafella inca, zeigt nur geringe geographische Variation in ihrem Verbreitungsgebiet. Dagegen kommen in Honduras, ferner Venezuela und Brasilien je eine abweichende Form vor, nämlich dialeucos, ridgwayi und brazilensis, die sich durch reicheres Pigment auf den Federn auszeichnen. Durch Zucht in einer besonders feuchten Atmosphäre vermochte Beebe nun die inca so zu beeinflussen, daß sie mit jeder neuen — natürlichen oder künstlich erzwungenen — Mauser immer dunklere Federn bildete, wobei allmählich auch das dunkelbraune Pigment in ein glänzend irisierendes Bronze oder grün übergeht. So enthält der wilde Vogel auf einer bestimmten Feder 25,9% pigmentierte Fläche, der im Experiment gehaltene Vogel vor der 3. Mauser 38% und nach ihr 41,6%. So gelingt es, die Form inca im Versuch allmählich das Aussehen der 3 andern Formen annehmen zu lassen, bis schließlich ein Federkleid erreicht wird, das in der Natur nirgends verwirklicht ist. Nebenstehende Fig. 26 gibt die Reihe der fünf natürlichen und experimentellen Typen wieder.

Es wurde eben schon das Beispiel der Land- und Wasserblätter der Pflanze Limnophila erwähnt. Auch zu ihm sei eine Parallele auf tierischem Gebiet gegeben, die sich aus den klassischen Experimenten Marie von Chauvins am mexikanischen Axolotl ergibt, auf die wir noch mehrfach zurückkommen werden. Bekanntlich ist dieser eine Wasserlarve des Landmolches Amblystoma, die in der Gefangenschaft normalerweise als Wasserlarve geschlechtsreif wird. Fräulein von Chauvin gelang es aber, sie zu zwingen, ihre Verwandlung zum Landmolch auszuführen, womit ja große äußere und innere Veränderungen verbunden sind, nämlich Übergang von der Kiemen- zur Lungenatmung und entsprechende Einschmelzung der Kiemen, Verwandlung des flachen Ruderschwanzes in den runden Landschwanz, Änderung der Haut und ihrer

Färbung. Es wurde nun ein 15 Monate alter Axolotl zur Metamorphose gezwungen und in zwölf Tagen so weit gebracht, daß er in feuchtem Moos leben konnte und durch Lungen atmete. Nur der völlige Ab-

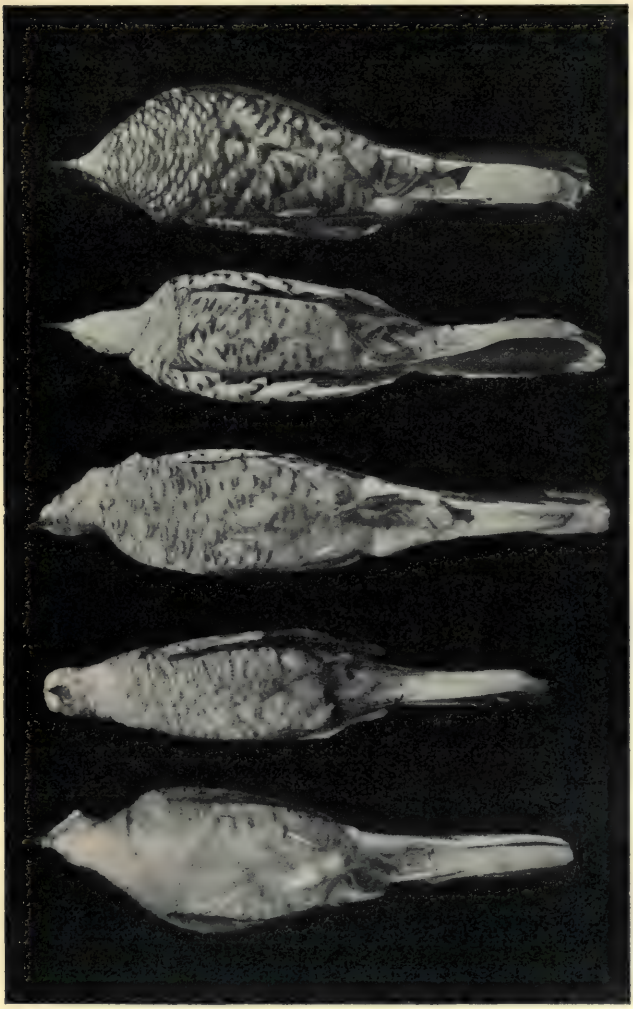
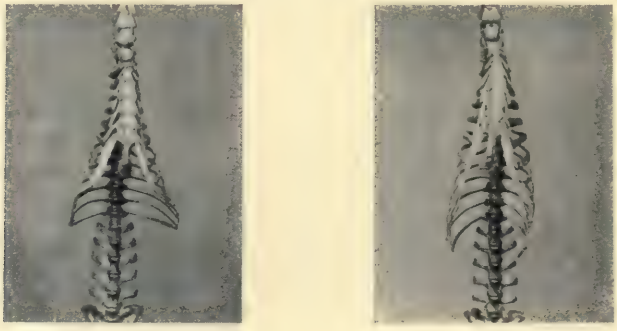


Fig. 26.
a) Typische wilde Scardafella inca, b) die Form dialeucos, c) brasilensis, d) ridgwayi, e) S. inca nach dreimaliger Mauser in feuchter Atmosphäre. Nach Beebe.

schluß der Metamorphose durch eine entscheidende Häutung wurde verhindert. Es trat nun eine Reduction des Ruderschwanzes auf die Hälfte seiner Breite ein, sodaß er auch nicht mehr zum Schwimmen

benutzt werden konnte, wenn das Tier ins Wasser kam; die Kiemenbüschel aber reduzierten sich bis auf kurze Stummel. Nun — nach einem Landaufenthalt von $15^1/_2$ Monaten — wurde das Tier langsam wieder ans Wasser gewöhnt, was es nur sehr widerwillig tat. Trotzdem begannen schon am 6. Tag die Kiemenfäden wieder zu wachsen, und der vorher umgelegte Rückenkamm richtete sich wieder auf. Nach 10 Tagen war der kritische Zustand des Tieres wieder überwunden und schon nach einem Monat waren alle Charaktere des Wassertieres wieder da. Nach $3^1/_2$ Monaten wurde aber das gleiche Tier wieder auf das Land gebracht, wo es in einem halben Jahr wieder alle Veränderungen



A *B*

Fig. 27.
Brustkorb der Ziege, *A* bei Fütterung mit Milch, *B* bei vegetabilischem Futter. Nach Pictet.

zum Landtier durchmachte und auch mit der letzten Häutung begann, während deren es starb. Dieser Versuch der Erzeugung einer Lebenslagevariation und ihre Umkehrbarkeit unter entgegengesetzten Bedingungen beleuchtet wohl besonders schön die Abhängigkeit — wenigstens gewisser — Variationen von Faktoren der Außenwelt.

Endlich seien noch kurz die Beziehungen der Ernährung zur Variabilität erwähnt, die ja auch schon vielfach die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen haben und für die schon durch Darwin manches berühmt gewordene Beispiel beigebracht wurde. So wissen die Kanarienvögelzüchter, daß man durch Hanffütterung eine dunkle Färbung des Gefieders erzielen kann, daß man durch große Dosen von

Cayennepfeffer die Färbung von Kanarien, auch Hühnern, in orange verwandeln kann. Der Schweinezüchter kann durch geeignete Fütterung aus langköpfigen Tieren solche mit dem kurzen Schädel des Wildschweins ziehen, überhaupt kann der Züchter vielfach durch Fütterung das Exterieur der Haustiere verändern. Nebenstehende Fig. 27 gibt ein instruktives Beispiel, die Veränderung des Brustkorbes einer Ziege bei Fütterung von Milch oder vegetabilischem Futter. Die am breitesten angelegten Experimentalserien auf diesem Gebiet sind aber wohl Pictets Versuche an Schmetterlingen, der zeigen konnte, daß man bei zahlreichen Schmetterlingsarten wie Lymantria dispar und monacha, Abraxas grossulariata, Lasiocampa quercus, Biston hirtarius durch Fütterung der Raupen mit ungewöhntem Futter eine große Variabilität hervorrufen kann. Diese betrifft begreiflicherweise einmal die Dimensionen der Tiere, da schlecht ernährte Raupen natürlich kleinere Falter geben, sodann aber vor allem Färbung und Zeichnung. Es scheint insofern eine Regelmäßigkeit der Wirkung zu bestehen, als Ernährung mit wenig ausgiebiger Nahrung die Variabilität nach dem Albinismus zu richtet, solche mit nahrhaften Substanzen aber nach dem Melanismus hin. Die einzelnen Nahrungssorten scheinen dabei eine ziemlich spezifische Wirkung auszuüben und sich zu addieren,

Fig. 28.
Verschiebung der sekundären Geschlechtscharaktere von Lasiocampa quercus durch Fütterung. 2 normales ♀, 3 normales ♂-4 im Experiment erzeugtes ♂-ähnliches Weibchen. Nach Pictet.

wenn sie gemischt benutzt werden. Besonders bemerkenswert ist die Einwirkung auf Formen mit sexuellem Dimorphismus wie Lymantria dispar oder Lasiocampa quercus. Fig. 28 zeigt in 2 das Weibchen, 3 das Männchen letzterer Form, das sich durch die scharfgerandete dunkle Tönung der inneren Flügelhälfte vom Weibchen unterscheidet. 4 gibt aber ein Weibchen wieder, das durch Fütterung mit Esparsette dem männlichen Typus genähert wurde. Das Gesetz scheint das zu sein, daß minderwertigere Nahrung die sekundären Geschlechtscharaktere des Männchens, in diesem Fall die Verdunkelung der Flügel hervorruft, während reiche Ernährung umgekehrt das Männchen den weiblichen Charakteren nähert. Doch damit seien genug der Beispiele genannt, die beweisen, daß äußere Faktoren als die Ursachen vieler Variabilitätserscheinungen angesehen werden müssen. In allen den erwähnten Fällen war die Variabilität aber nur so betrachtet worden, daß die verschiedenen Typen verglichen wurden, ohne daß innerhalb der Typen die fluktuierende Variabilität mitberücksichtigt wurde. Die exakte Untersuchung muß aber auch dies tun und so wollen wir noch ein paar Experimente betrachten, die unter variationsstatistischer Kontrolle durchgeführt doch zum gleichen Resultat geführt haben. Es seien dabei die einzelnen äußeren Faktoren des Experiments, wie Temperatur, Feuchtigkeit, Licht, Nahrung nicht getrennt, da sie, wie sich gleich zeigen wird, eng ineinander greifen.

Für Pflanzen läßt es sich begreiflicherweise besonders leicht zeigen, wie man durch Veränderung der äußeren Bedingungen eine Verschiebung der Variationskurve erreichen kann. Denn hier lassen sich bequem genau meßbare Änderungen in Belichtung, Ernährung usw. ins Experiment einführen. So konnte de Vries die Variationsreihe für die Fruchtlänge von Oenothera rubrinervis so verschieben, wie es die folgende Tabelle zeigt:

Fruchtlänge in mm:	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
Anzahl Exemplare der 2. Generation:	2	2	2	4	5	5	7	10	**15**	7	2	7	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Anzahl Exemplare der 3. Generation:	—	—	—	—	1	1	1	3	2	5	2	5	4	10	10	**16**	7	9	7	1	4

De Vries zieht schließlich aus seinen Versuchen ganz direkt den Schluß, daß die fluktuierende Variabilität eine Erscheinung der Ernährungsphysiologie ist.

Aber auch für die beiden von uns bei der Besprechung der biologischen Tatsachen angezogenen Tierformen, die Daphniden und Coloradokäfer läßt sich das gleiche zeigen. Erinnern wir uns wieder an die mit der Jahreszeit wechselnden Kopfhöhen der Daphnien. Es ist nun versucht worden, diese Erscheinung teleologisch zu verstehen. Ostwald hat darauf hingewiesen, daß mit steigender Temperatur die innere Reibung des Wassers herabgesetzt wird und umgekehrt. Da die Daphnien als Planktonorganismen im Wasser schweben, so bedürfen sie, wie alle in gleicher Lage befindlichen, eines größeren Sinkwiderstandes, um sich bei höherer Temperatur schwebend zu erhalten. Diese Vergrößerung des Sinkwiderstandes wird nun bei allen Planktonorganismen durch Bildung von die Körperoberfläche vergrößernden Stacheln und Fortsätzen erreicht, und so könnten auch die wechselnden Kopfhöhen in diesem Sinn zu deuten sein. Wenn es auch möglich ist, daß jener Effekt schließlich erzielt wird, so konnte doch Woltereck zeigen, daß die innere Reibung des Wassers nicht die Ursache jener Variation ist. Ihre Erhöhung durch Zusatz von Quittenschleim übte keinerlei Einfluß aus. Aber auch die Temperatur selbst hat keinerlei direkte Wirkung, sondern einzig und allein die Ernährung, deren Intensität, die Assimilationsintensität, ja auch indirekt von der Temperatur abhängig ist. Daher kann man bei gleicher Ernährung mit höherer Temperatur eine Variationsverschiebung erzielen, umgekehrt aber auch bei niederer Temperatur durch stärkere Ernährung den gleichen Effekt. Ist also die Temperatur konstant, so ist die Helmhöhe direkt proportional der Ernährung. Es bestätigt sich also der obige Satz von de Vries, daß die Variabilität eine Erscheinung der Ernährungsphysiologie ist. Die Resultate der Beeinflussung der Kopfhöhe durch verschiedene Ernährungsbedingungen lassen sich gut aus umstehender schematischen Kurve, Fig. 29, erkennen. Sie zeigt uns drei Kurven für die Variabilität der Kopfhöhe bei schwacher, mittlerer und reicher Ernährung und man erkennt, wie die Kurve und somit auch ihre Mittelwerte *m* durch günstige Ernährungsverhältnisse nach der Seite der größeren Kopfhöhe

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

verschoben werden. Hier zeigte sich allerdings eine Einschränkung der Allgemeingültigkeit des Resultats, auf die wir bald zurückkommen werden.

Besonders klar geht nun auch in diesem Punkt der Erfolg der Versuche zur Verschiebung der Variationsreihe durch die Wirkung äußerer Faktoren aus den vielen Versuchen hervor, die Tower an den Coloradokäfern anstellte. Schon aus folgendem einfachen Versuch ist die Wirkung des äußeren Mediums auf die Variabilität kenntlich: Käfer, die aus verschiedenen Gegenden Amerikas stammten und die für den betreffenden Standort charakteristische Variationsreihe zeigten, wurden nach

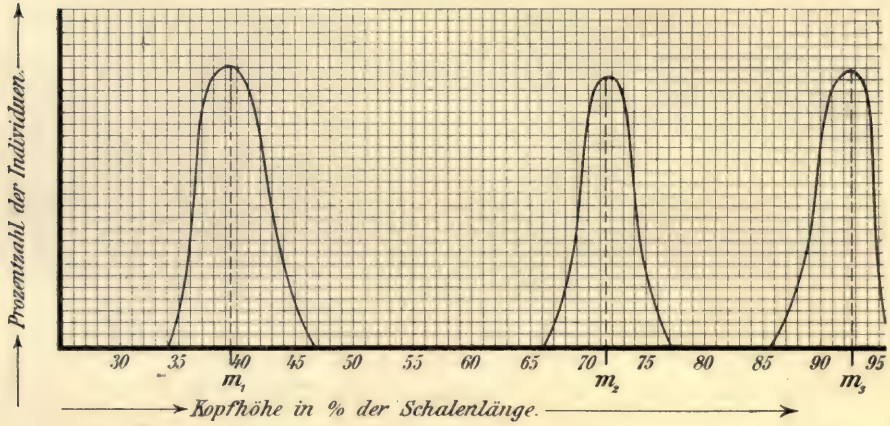


Fig. 29.
Schematische Kurven der Kopfhöhe von Hyalodaphnia in verschiedenen Ernährungsbedingungen nach Woltereck.

Chicago gebracht und dort vermehrt. Schon nach nur einer, spätestens zwei Generationen zeigten sie genau die für Chicago charakteristische Variationsreihe. Brachte man sie dann unter Bedingungen in Bezug auf Temperatur und Feuchtigkeit, die denen einer anderen Region entsprachen, so konnte man sie sofort wieder zu einem anderen Variationstypus bringen. Um nun genau die Ursachen für diese Verschiebung der Variabilität festzustellen, wurden systematische Versuche mit Einwirkung von Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrung, Licht, Boden- und Atmosphärebeschaffenheit und Luftdruck vorgenommen. Die Tiere wurden also während ihrer Entwicklung oder dauernd einmal in Tempe-

raturen, die wenig oder viel von der ihres normalen Aufenthaltsorts verschieden waren, gezogen. Der Effekt war der, daß bei geringer Temperaturdifferenz und zwar mit gleicher Wirkung für Abkühlung und Erwärmung eine Verschiebung der Kurve nach der melanistischen Seite erfolgte, bei größern Differenzen aber immer mehr nach maxi-

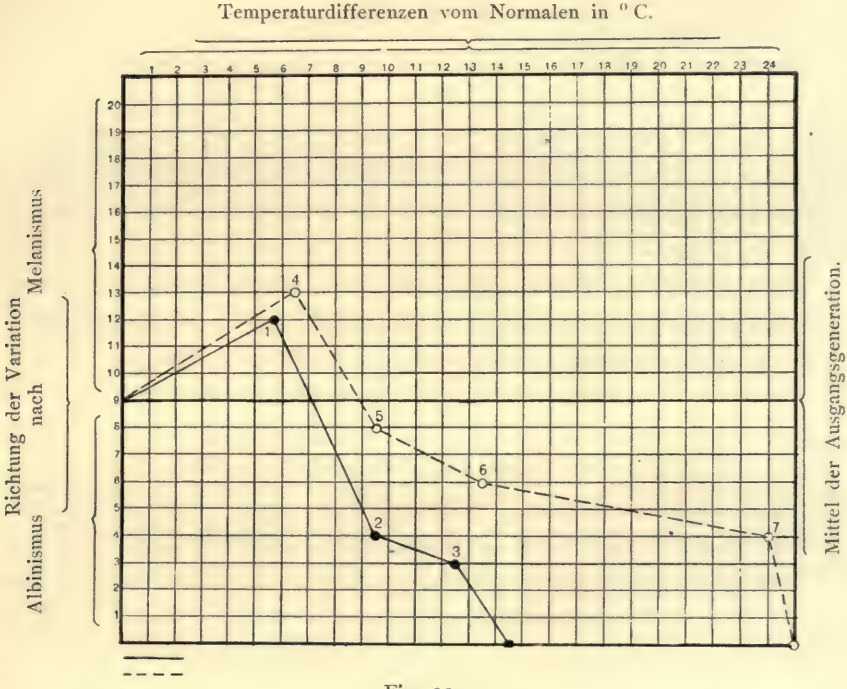


Fig. 30.

Schematische Darstellung der Verschiebung des Färbungsmittels durch hohe und niedere (punktierte Linie) Temperaturen in 7 Versuchen. Die Kurve steigt erst zu Melanismus und fällt bei weiterer Bewirkung zum Albinismus ab. Nach Tower.

malem Albinismus hin. Obenstehende Fig. 30 gibt ein Diagramm für den Ausfall von sieben solchen Versuchen, wobei die gebrochene Linie sich auf Versuche mit niederer Temperatur, die andere auf solche mit höherer als normal beziehen. Die folgende Tabelle gibt die exakten Zahlen für den 7. dieser Versuche, wobei die Durchschnittstemperatur — 1,1° betragen hatte im Gegensatz zu 22,4 in der Natur. Die als

Kontrolle bezeichneten Individuen sind Geschwister der Versuchstiere, die normal gehalten wurden.

Klasse	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Elterntiere %	—	—	—	1	2	5	20	**42**	18	9	2	1
Kontrolltiere	—	—	—	1	2	6	22	**28**	25	9	5	2
Versuchstiere	1	13	**43**	29	13	1	—	—	—	—	—	—

Das Resultat spricht für sich selbst. Es ist darum nur besonders bemerkenswert, daß hier, wo nur ein einziger veränderter Faktor wirkte, man sich auch vorstellen kann, wie die veränderte Variabilität zustande kommt. Die Färbung dieser Tiere beruht ja auf der Anwesenheit von Pigment, und dessen Bildung geschieht unter dem Einfluß von Enzymen. Es ist aber bekannt, daß die Wirkung der Enzyme von der Temperatur sehr abhängig ist, und so erweist sich die veränderte Variabilität im großen Ganzen als eine Funktion des veränderten Chemismus, wenn sie sich auch nicht in allen Einzelheiten erklären läßt. Diese Resultate sind genau die gleichen, wenn anstatt der Temperatur differente Feuchtigkeitsgrade benutzt wurden, obige Kurve könnte ebensogut auch für ein Feuchtigkeitsexperiment gelten.

Wir können diesen Punkt aber nicht verlassen, ohne darauf hingewiesen zu haben, daß die Beziehungen zwischen äußeren Faktoren und Variabilität sich ebenso wie für erwachsene Individuen auch für deren Entwicklungsstadien haben nachweisen lassen. Auch hier zeigt bereits die biologische Erfahrung ohne experimentelle Analyse, daß solche Abhängigkeiten existieren. So macht der Wurm Polygordius in der Nordsee seine Entwicklung und Metamorphose in einer Weise durch, die derart von der der Mittelmeerform abweicht, daß die gesamten Entwicklungsvorgänge kaum unter einen Gesichtspunkt zu bringen sind. Es liegt also eine extreme Lebenslagevariation in der Entwicklung vor. Oder gewisse tropische Formen des Amphioxus machen ihre Metamorphose in einer von der der Mittelmeerform so abweichenden Art durch, daß man ihre Larven unter Verkennung der Lebenslagevariation für besondere Tierformen halten konnte. Aber auch im Experiment mit variationsstatistischer Analyse haben sich vor allem durch die Studien von Vernon und Peter Resultate ergeben, die den am ganzen

Organismus gewonnenen durchaus analog sind. So züchtete Vernon Seeigeleier unter verschiedenen Temperaturen und fand dann entsprechend verschiedene Größen der resultierenden Larven, wie deren Längenmaß im Mittelwert nach der folgenden Tabelle zeigt:

Temperatur	Strongylocentrotus		Echinus	
	Körperlänge	Armlänge	Körperlänge	Armlänge
11,4°	100,0	100,0	100,0	100,0
15,9°	113,5	143,4	113,4	116,3
20,4°	120,6	156,8	124,5	106,6
23,7°	122,5	149,1	123,9	113,7

Ganz analog sind die Ergebnisse Peters, die sich direkt auf die Zahl der Zellen bestimmter Organe beziehen. Er konnte eine typische Beeinflussung der Variationsreihen für die Zahl der Mesenchymzellen der Seeigellarven oder der Chordazellen der Ascidienlarve durch Wechsel der Temperatur wie der chemischen Zusammensetzung des Mediums erweisen. Wir werden bald auf diese Versuche nochmals zurückkommen.

Wir können es also nunmehr als experimentell erwiesene Tatsache betrachten, daß die Variationskurven durch Veränderung äußerer Bedingungen verschoben werden können. Wir dürfen also hieraus ebenso wie aus den Beobachtungen über Lebenslage- und Standortsvariation, wie auch aus der Betrachtung der binomialen Form der Variationskurve den Schluß ableiten, daß die Variabilität durch äußere Ursachen bedingt ist. Der Schluß wird aber erst richtig bindend, wenn wir, wie schon oben besprochen, auch noch nachweisen können, daß durch veränderte Bedingungen das Maß der Variabilität erhöht, oder durch konstante Bedingungen die Variabilität aufgehoben werden kann. Und auch hierfür liegen experimentelle Belege vor.

Es ist klar, daß es viel schwieriger ist, diesen Punkt für tierische Organismen zu erweisen als für pflanzliche, da es in ersterem Falle sehr schwer ist, die Verschiedenartigkeit oder Konstanz äußerer Bedingungen zu beherrschen, während man Pflanzen in den gleichen Nährlösungen usw. in wirklich kontrollierbaren gleichen oder differenten Bedingungen züchten kann. Immerhin geht die postulierte Tatsache auch auf tierischem Gebiet mit genügender Deutlichkeit aus den folgenden Beobachtungen

von Jennings hervor, die er an dem Infusorium Paramaecium machte. Auch hier läßt sich ein deutlicher Einfluß der äußeren Bedingungen auf die Größenverhältnisse der Tiere feststellen. So schwankt der Mittelwert für die Länge in manchen Kulturen zwischen 73 und 200 μ, der für die Breite sogar von 16—84 μ. Aber auch das Maß der Variabilität wird durch Wechsel der Bedingungen gesteigert, durch größere Konstanz aber herabgesetzt. So konnte man in der gleichen Kultur den Variationskoeffizienten, der uns ja ein Maß für die Variabilität gibt, für die Länge von 6,821 bis zu 13,262 steigen oder umgekehrt sinken sehen, für die Breite von 8,896 bis 28,879. Folgende Tabelle, die uns einen Teil des Protokolls einer solchen Kultur gibt, zeigt uns, wie diese Verschiebungen im Zusammenhang mit den Änderungen der Bedingungen verlaufen. Wie sich die gesamte Variationskurve dabei verändert, zeigt Fig. 31, in der die zugehörigen Kurven zusammen eingezeichnet sind. Die Nummern der Kurve entsprechen den Nummern der Tabelle.

Nr.	Material	Individuenzahl	Mittelwert der Länge μ	Variationskoeffizient	Variationsbreite μ	Mittelwert der Breite μ	Variationskoeffizient	Variationsbreite μ
7	24 Std. in frischer Heuinfusion. 17. Juli.	200	184,100	8,834	140—216	46,020	11,421	36—60
8	Eine Woche Hunger. 24. Juli.	150	146,108	7,003	120—176	31,180	12,473	20—40
9	24 Std. frische Heuinfusion. 25. Juli.	350	163,932	12,767	120—220	46,684	28,879	20—80
10	Flüssigkeit eine Woche nicht gewechselt. 31. Juli	150	174,400	8,530	132—212	44,800	17,397	32—68
11	48 Std. in frischer Heuinfusion. 3. August.	15	191,360	8,945	136—240	54,880	14,255	36—84
X	Kombination von 3 dieser Proben	450	180,624	13,795	120—240	43,600	27,184	20—84

Es trat übrigens auch in den schon erwähnten Versuchen Peters eine Verschiebung der Variationsbreite embryonaler Zellzahlen im Gefolge wechselnder Bedingungen wie Temperatur und Alkaleszenzerhöhung ein und es ließen sich dem noch mancherlei in gleichem Sinn beweis-

kräftige Daten zufügen, die auf statistisch-biologischem Weg gewonnen sind. So hat bei der vor nicht langer Zeit aus England nach Amerikas Küsten eingeführten Schnecke, Littorina littorea, die Variabilitätsbreite so zugenommen, daß der Variationskoeffizient für das Verhältnis von Breite zu Höhe der Schale von 2,3024—2,3775 auf

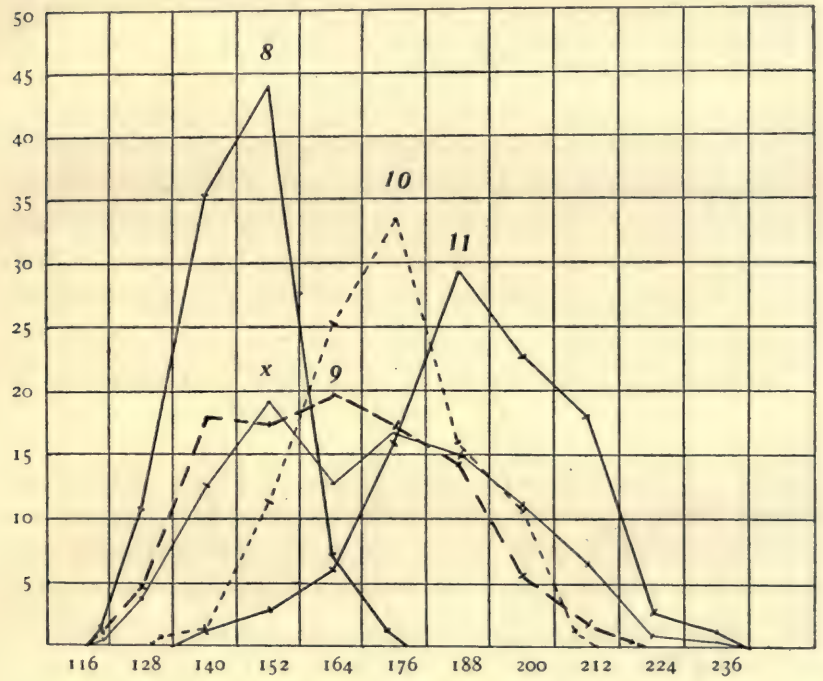


Fig. 31.
Veränderung der Variationskurve von Paramaecium unter dem Einfluß äußerer Bedingungen. Die Nummern der Kurven entsprechen den Bezeichnungen obiger Tabelle, die die näheren Angaben enthält. Nach Jennings.

2,4849—3,0340 anstieg (Bumpus, Duncker). In gleicher Richtung sind die Ergebnisse von Montgomerys Untersuchungen zu verwerten, die zeigen, daß Zugvögel in verschiedenen meßbaren Charakteren eine größere Variabilität haben als seßhafte und unter den Zugvögeln wieder die hervorragen, die die weitesten Wanderungen ausführen.

In diesen Fällen, vor allem dem Jenningsschen, kann man auch einigermaßen erkennen, in welcher Weise die Bedingungen auf die Variabilität verschiebend einwirken. In einer Hungerkultur ist die erste Folge reicher Ernährung die, daß viele Individuen zu wachsen beginnen, während die durch den Hunger zu sehr affizierten zunächst keine Nahrung aufnehmen und sich nicht verändern. So wachsen die Variationskoeffizienten so stark, wie es No. 8 zu 9 in der obigen Tabelle zeigen. Bleiben dann die Tiere in der gleichen Flüssigkeit, so nehmen sie allmählich einen Gleichgewichtszustand an und der Koeffizient sinkt. Waren die Tiere dagegen in einem guten Futterzustand, bevor die neue Nahrung zugefügt wird, so folgt dann eine starke Vermehrung; der Variationskoeffizient steigt jetzt infolge der Abwesenheit der verschiedenartigen Altersklassen, die ja eine sehr verschiedene Länge haben. Hat die Vermehrung aber später wieder aufgehört, so fällt der Koeffizient. Dessen Schwankungen werden also erklärt durch den direkten und indirekten Einfluß äußerer Bedingungen auf Wachstum und Ernährung. Was aber hier für das einzellige Tier gesagt ist, gilt natürlich mutatis mutandis auch für die Summe der Zellen eines Vielzelligen.

Wie schon oben bemerkt, eignen sich zu derartigen Experimenten Pflanzen viel besser als Tiere, wie ja überhaupt aus diesem und anderen mehr historischen Gründen in der Vererbungslehre die Botanik meist der Zoologie vorausgegangen ist. Als die klarsten Resultate, die von dieser Seite kommen, wollen wir daher noch die schönen Versuche anführen, die Klebs an Sedum und Sempervivumarten ausführte. Er suchte bei Sedum spectabile die Variabilität variabler wie konstanter Organe durch Wechsel äußerer Bedingungen zu beeinflussen. Es gelang ihm dabei unter verschiedenen äußeren Bedingungen, wie Wechsel von Ernährung und Licht, Einfluß von Chemikalien die Variabilitätskurven vollständig zu verschieben. Betrachten wir einmal die Resultate für die Zahl der Staubblätter, die in untenstehender Tabelle vereinigt sind. Die zu den sechs zu beschreibenden Typen gehörigen Variationskurven I—VI finden sich in Fig. 32 wiedergegeben. Die Tabelle gibt für jeden Typus außer der Individuenzahl, die gezählt wurden, die Variationsbreite, Mittelwert und Standardabweichung als

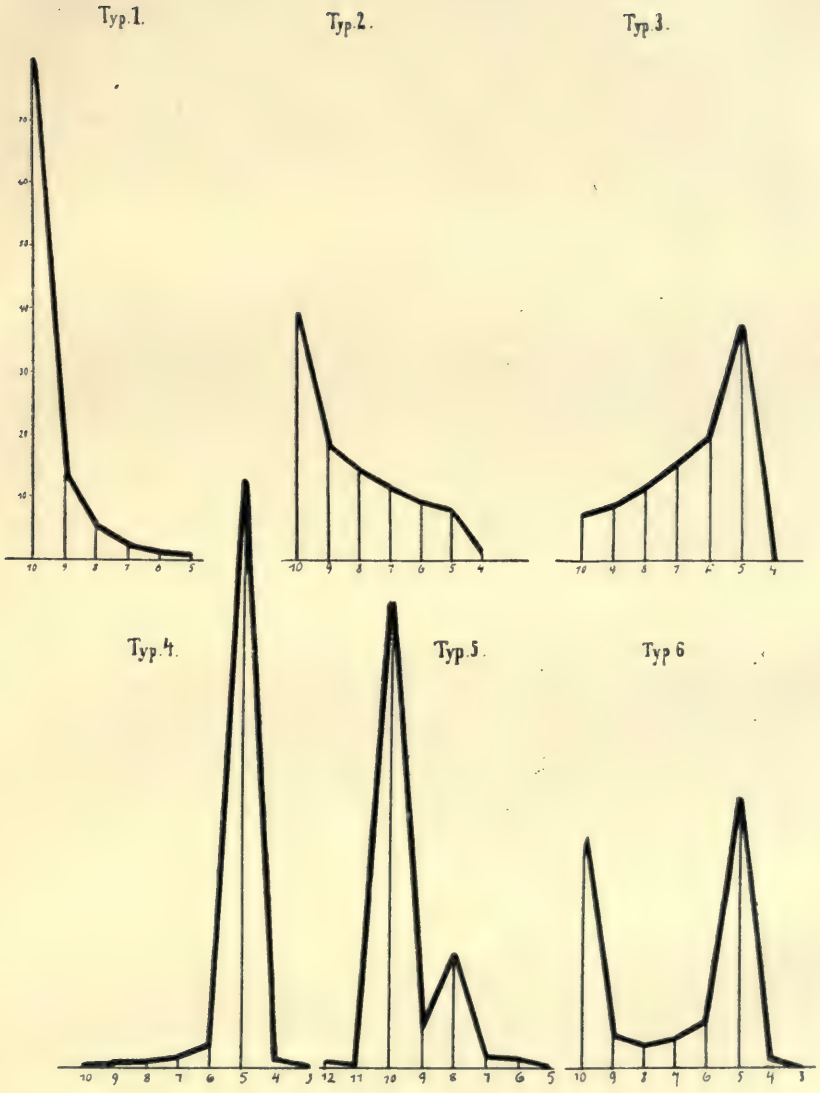


Fig. 32.
Variationskurven der Staubblätterzahl von Sedum in 6 verschiedenen experimentell erzeugten Typen. Nach Klebs.

Maß der Variabilität. Normalerweise variiert die Zahl der Staubblätter von 10—5 mit dem Maximum (etwa 80%) bei 10 (Typus I der Tabelle).

Typus	Bedingungen	Individuenzahl	Varianten	M	σ
I.	Gut gedüngter, relativ trockener Boden, helles Licht	4260	10—5	9,68	0,7505
II.	Lange ungedüngter, trockener Boden, helles Licht	3000	10—4	8,45	1,6472
III.	Feuchter, gedüngter Boden, Warmbeet, abgeschwächtes Licht	4390	10—4	6,54	1,6187
IV.	Rotes Licht, im Gewächshaus	4000	10—3	5,05	0,3537
V.	Kleine Stecklinge in feuchtem Boden, im Spätsommer	2117	16—4	9,47	1,0383
VI.	Auf Lösungen von Substanzen, die Wurzelbildung einschränken	2570	10—3	7,33	2,3092

Die Kurve ist eine steil abfallende halbe Kurve. Unter den Bedingungen, die die Tabelle bei Typus II verzeichnet, beträgt die Variationsbreite bereits 10—4, nur etwa 40% zeigen 10, die Kurve fällt also vom Gipfel aus allmählich ab. Unter Typus III finden wir bereits bei einer Variationsbreite von 10—4 den Kurvengipfel bei 5, also jetzt eine einigermaßen normale Kurve mit einem Gipfel. Der folgende Typus IV zeigt infolge der dort angewandten Bedingungen eine Variation der Staubblattzahl von 10—3 mit einer steilen eingipfeligen Kurve, indem etwa 94% der Blüten die Zahl 5 aufweisen. Bei Typus V begegnen wir nun gar einer Schwankung von 16—4, mit zwei Kurvengipfeln, nämlich einer Frequenz von 72% bei 10 Staubblättern und 16% bei 8 Blättern. Endlich bei Typus VI eine Variation zwischen 10 und 3 mit einer zweigipfeligen Kurve, nämlich 38% Frequenz bei 10 und 40% bei 5 Staubblättern.

Diese Resultate erwiesen sich als im Wesentlichen konstant, indem sie in zwei aufeinanderfolgenden Jahren erhalten wurden und in gleicher Weise bei verschiedenen Pflanzen der gleichen Art, wie bei Stecklingen des gleichen Individuums erzielt wurden. Da alle Übergänge zwischen diesen Kurven ebenfalls erhalten werden konnten, so ergibt sich: „Die Variationen in der Zahl der Staubblätter von Sedum spectabile erscheinen nicht in Form einer einzigen für alle Fälle charakteristischen Kurve,

vielmehr in zahlreichen ganz verschiedenartigen, wenn auch durch Übergänge verbundenen Kurven. Jede von ihnen ist bestimmt durch gewisse Kombinationen äußerer Bedingungen."

Wir hatten nun schon oben gesagt, daß, wenn die Variabilität von äußeren Bedingungen abhängig ist, man sie einerseits bei nicht oder wenig variablen Eigenschaften bedeutend muß steigern können, andererseits sie durch Uniformität der Bedingungen muß aufheben können. Praktisch wird letzteres wohl kaum vollständig zu erreichen sein; immerhin gelang es Klebs in einem Versuch, die Frequenz der Hauptvariante 5 auf 98,8% zu steigern mit einer Streuung σ = 0,11, was der Variabilität 0 wirklich sehr nahe kommt. Der umgekehrte Fall, daß alle Variationen in ungefähr gleicher Zahl vorkommen, wurde zwar nicht erreicht, immerhin kam man ihm recht nahe. Im Idealfall hätte die Streuung = 2 sein müssen und es wurde 1,88 erreicht. Das entsprechende Resultat wie für die variabeln Staubblattzahlen wurde aber auch für die für gewöhnlich nicht variierenden Blumen- und Fruchtblattzahlen erzielt. Natürlich waren da stärkere Veränderungen nötig, die die Normalzahl von 5 auf 2—14 veränderten. Während normaler Weise nur sechs Arten von Blüten vorkommen, nämlich mit 1—5 Staubblättern und 5 Blumen- und Fruchtblättern, konnte die Zahl der Kombinationen auf 96 gesteigert werden: also auch die konstantesten Merkmale können zu hoch variabeln werden.

So können wir denn aus all den angeführten Beobachtungen und Versuchen — und es wurden ja nur einige typische Beispiele vorgeführt — entnehmen, daß die Variabilität als solche, ebenso wie ihre Art, die durch die Form der Variationskurve ausgedrückt wird, von den äußeren Faktoren, die auf die Spezies wirken, abhängig ist. Aber es handelt sich dabei natürlich, wie es schon Darwin scharf formulierte, um zwei Kontrahenten: um die äußeren Bedingungen und den Organismus. Die innere Beschaffenheit des letzteren ist dabei durchaus nicht ganz auszuschalten, denn es ist ja selbstverständlich, daß die Variabilität als Reaktion auf die Bedingungen der Außenwelt nur denkbar ist, wenn dem Organismus die Fähigkeit zu reagieren zukommt. Und so müssen wir denn zum Schluß dieser Erörterungen noch etwas Wasser in den Wein gießen, indem wir zusehen, welche Rolle den inneren Faktoren

des Organismus für die Erscheinung der fluktuierenden Variabilität zukommt.

Auf der Grenze zwischen äußeren und inneren Faktoren steht eine Möglichkeit, die besonders in Weismanns Vererbungstheorie eine bedeutende Rolle spielt. Man erinnere sich an das oben gesagte über die Weismannschen Anschauungen von den Ursachen der Variabilität. Es war da nur von den Keimesvariationen die Rede, die innerhalb des Keimplasmas, der Erbsubstanz, entstehen. (Es ist, nebenher sei dies bemerkt, interessant, daß aus dem kürzlich veröffentlichten ersten Entwurf zu Darwins Hauptwerk, der 15 resp. 17 Jahre vor dessen Erscheinen datiert, hervorgeht, daß damals Darwin bereits von solchen Keimesvariationen sprach und ihnen auch mehr Wert zuerkannte als später.) Jene Annahme nun bildet nur einen Teil des Gedankenganges von Weismann; für ihn ist ein zweiter Faktor noch wesentlicher als Ursache der Variabilität, nämlich die Vermischung der Keimplasmen bei zweigeschlechtiger Fortpflanzung, die Amphimixis. Es fragt sich nun, ob wirklich Tatsachen vorliegen, die zeigen, daß nach der Amphimixis die Variabilität eine größere ist als vorher. Daß es unter Umständen wirklich Beziehungen, allerdings noch recht unklarer Natur, zwischen zweigeschlechtiger Fortpflanzung und Variabilität geben kann, lehren die bald zu besprechenden Beziehungen zwischen der Cyclomorphose der Planktonorganismen und ihrer Sexualität. Daß dem aber ein allgemeines Gesetz zu Grunde liegt, wird weder durch die statistischen noch durch die experimentellen Studien bestätigt, die übrigens in ihren Resultaten recht widerspruchsvoll sind.

Um ein einfaches Beispiel zu wählen, so wurden derartige Untersuchungen von Pearl an Infusorien angestellt. Hier besteht bekanntlich der geschlechtliche Akt in der Konjugation. Es zeigt sich nun gerade das Gegenteil von dem, was jene Theorie erforderte: Die Variabilität nahm nach der Amphimixis eher ab als zu. Während im Lauf der gewöhnlichen ungeschlechtlichen Vermehrung die Variabilität eine sehr große und von den äußeren Faktoren stark beeinflußbar ist, sind konjugierende Tiere, die Konjuganten, immer von einem bestimmten Typus, der unabhängig ist von der vorausgegangenen Variabilität, und nach der Konjugation sinkt die Variabilität. Folgende Zahlen beweisen

das: Mittelwert der Körperlänge von Nichtkonjuganten 203,177, desgl. von Konjuganten 172,408. Variationskoeffizient der Nichtkonjuganten 5,174, der Konjuganten 2,586. Ferner fanden Pearson und Lee, daß parthenogenetisch erzeugte Wespen dieselbe Variabilität haben wie die aus befruchteten Eiern hervorgegangenen, ebenso Castle und seine Mitarbeiter, daß durch Inzucht der Fliege Drosophila in 6 Generationen die Variabilität nicht verändert wird. Zum entgegengesetzten Resultat führten allerdings die statistischen Erhebungen Pearsons für den Menschen, dessen Variabilität mit größerer Ähnlichkeit seiner Vorfahren geringer werden soll, ebenso Pearl und Dunbars Inzuchtversuche mit Paramaecien, die ebenfalls eine Verringerung der Variabilität ergaben. Doch ist es schwer, aus solchen Angaben bindende Schlüsse zu ziehen, die nur auf der Basis absoluter Konstanz der äußeren Bedingungen möglich sind.

Dagegen kann es keinem Zweifel unterliegen, daß für die Reaktionsfähigkeit auf die die Variabilität bedingenden Außenfaktoren die Disposition des Organismus eine große Rolle spielt, und zwar kann diese verschieden sein nach Art, nach Organ, nach Entwicklungsstufe, nach Geschlecht.

Für die systematische Verschiedenheit der Disposition zu variieren, können wir auf schon früher betrachtete Beispiele zurückgreifen. So haben wir oben S. 39 die Towerschen Tabellen für die Lebenslagevariation von Leptinotarsaarten in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren gegeben. Werden aber verschiedene Arten von Coloradokäfern untersucht, so zeigt sich, daß manche Spezies in hohem Maße der Lebenslagevariation unterliegen, andere aber ihr gar nicht zugänglich zu sein scheinen. Man vergleiche, um sich davon zu überzeugen, die folgende Tabelle Towers für Leptinotarsa signaticollis mit der früher gegebenen:

Jahr	Generation	Färbungsklasse					
		1	2	3	4	5	6
1903	2	1	2	8	20	**58**	11
1904	1	3	3	8	17	**56**	13
	2	—	6	10	20	**50**	14
1905	1	—	3	11	17	**57**	12
	2	2	3	9	21	**55**	10

Es hatte sich aber bei den anderen Arten, die die Erscheinung der Lebenslagevariation stark aufweisen, wahrscheinlich machen lassen, daß sie mit Schwankungen in der Niederschlagsmenge zusammenhing. Dieselben Schwankungen wirkten auch auf diese Form ein und trotzdem reagierte sie nicht, sie ist eben eine nicht variable Art. Das gleiche können wir für die Abhängigkeit der Größe der Seeigellarven von der Temperatur feststellen, für die wir oben S. 57 Vernons Tabelle reproduziert haben. Während die Variabilität bei Strongylocentrotus und Echinus für die Körperlänge in Abhängigkeit von der Temperatur eine sehr große war, reagierten Sphaerechinuslarven gar nicht auf solche Veränderungen. Im übrigen bedarf es keiner weiteren Beispiele, da die verschiedene Variabilität nahe verwandter Formen eine jedem Systematiker wohlbekannte Erscheinung darstellt.

Ebenso wie nach Arten läßt sich auch nach Organen innerhalb einer Art eine verschiedene Disposition zum Variieren feststellen. Um wieder auf das gleiche Material von Vernon zurückzugreifen, dessen Befunde übrigens auch durch andere Autoren wie Peter bestätigt wurden, so erwies sich die Körperlänge der Sphaerechinuslarve im Gegensatz zu der anderer Arten als nicht variabel, die Armlänge dagegen in höchstem Maß, wie die folgende Tabelle zeigt:

Temperatur	Körperlänge	Armlänge
11,4°	100,0	100,0
15,9°	109,4	287,0
20,4°	104,6	327,2
23,7°	100,6	386,7

Und das gleiche, was hier für embryonale Organe gezeigt wurde und an vielen weiteren Beispielen sich aufweisen ließe, gilt auch für Organe des ausgewachsenen Organismus. Auch hierfür ist einem jeden Systematiker bekannt, daß er mit konstanten und variabeln Organen zu tun hat, und diese Tatsache ist auch vielfach auf dem Weg der Variationsstatistik festgestellt. Man hat sogar versucht, allgemeine Gesetzmäßigkeiten dafür aufzufinden. So sollen stärker differenzierte Organe mehr variieren als primitivere, innere mehr wie äußere, Unterscheidungsmerkmale niederer systematischer Gruppen mehr als die höherer; doch erscheint solchen Verallgemeinerungen gegenüber Vorsicht geboten.

Dagegen scheint das Lebensalter, der Entwicklungszustand eines Organismus in der Tat eine gesetzmäßige Beziehung zu seiner Disposition zum Variieren zu haben. Vernon, der darüber ausgedehnte experimentell-statistische Untersuchungen an Seeigelentwicklungsstadien ausführte, kommt für die Größenvariation direkt zu dem Schluß, daß die Einwirkung der äußeren Bedingungen auf einen wachsenden Organismus von dem Moment der Befruchtung an stetig abnimmt. Und es scheint in der Tat hier eine Gesetzmäßigkeit vorzuliegen, die den inneren Faktor der Variabilität zu dem individuellen Entwicklungsstadium in Beziehung bringt. Gerade für derartige Größenverhältnisse sind mehrfach die gleichen Ergebnisse zutage getreten, so in de Vries Untersuchungen für die Samengröße der Oenothera, in Weldon und Bumpus Studien über Größenvariation bei Krabben und Schnecken, ja sogar nach Pearsons Berechnungen für den Menschen; allerdings kann bei dem Vergleich von Säuglingen und Studenten nicht von identischer Lebenslage die Rede sein. Auch hier können wir einem früher angeführten Beispiel der Abhängigkeit der Variabilität von äußeren Faktoren noch die Einschränkung des inneren Faktors zufügen. Die Helmgröße der Daphnien, die wir im Anschluß an Woltereck von der Assimilationsintensität abhängig fanden, wird außerdem noch durch einen inneren Faktor mit bedingt, die „Helmpotenz", die sich nun ebenfalls im Lauf des Lebens ändert; allerdings nicht mit dem Lebensalter des Individuums, sondern des Entwicklungscyklus, also in aufeinanderfolgenden Generationen eines Cyklus.

Endlich muß dieser verschiedenen Reaktionsfähigkeit auf Reize der Außenwelt, der nach Art, Organ, Entwicklungszustand verschiedenen „Reaktionsnorm" noch die Verschiedenheit nach Geschlechtern zugefügt werden. Ein jeder Systematiker weiß, daß bei manchen Tierarten die beiden Geschlechter verschieden variabel sind. Um nur ein Beispiel zu nennen, so ist bei der schon früher erwähnten Nonne, Lym. monacha var. eremita das Weibchen wesentlich variabler als das Männchen. Es läßt sich zwar bei genügend großem Material für das Männchen die gleiche Variationsreihe feststellen, die wir oben in Fig. 13 für das Weibchen abgebildet haben. Aber während unter der in gleichen äußeren Bedingungen aufgezogenen Nachkommenschaft eines Pärchens

die weiblichen Individuen jene Reihe ergaben, mit typisch binomialer Verteilung der Varianten, gehörten die Männchen ausnahmslos der dunkelsten Färbungsklasse an mit kaum feststellbarer Farbvariation.

Die inneren Faktoren, die wir bisher kennen lernten, erwiesen sich sämtlich als solche, die auf das Maß, die Quantität der Variabilität von Einfluß sind. Es ist aber auch sehr gut möglich, sich innere Faktoren vorzustellen, die die Qualität der Variation bedingen. Sie könnten einmal entscheidend sein für die räumliche Verteilung der Varianten in einer Variationsreihe, dann aber auch für die gesamte Richtung der Variation. Auf Faktoren der erstern Art deuten die merkwürdigen Befunde, die Ludwig und seine Schüler bei der Untersuchung gewisser Variationsreihen von Pflanzenteilen fanden. Es zeigte sich dabei, daß die Variationskurve außer dem Hauptgipfel noch eine Anzahl von Nebengipfeln aufwies. Nebenstehende Figur 33 gibt eine solche Kurve für die Zahl der Blütenblätter von Primula officinalis wieder. Das merkwürdige daran ist nun, daß die Gipfel typischer Weise auf Zahlen liegen, die der sogenannten Fibonaccireihe entsprechen, bei der die folgende Zahl immer die Summe der beiden vorhergehenden darstellt, also 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21 usw., resp. auf Multipeln dieser Reihe. Im Beispiel finden sich die Gipfel 3, 5, 8, 10, 13. Wenn wir von der später zu besprechenden Möglichkeit absehen, daß eine solche diskontinuierliche Kurve auf einer Nichteinheitlichkeit des untersuchten Materials beruht, oder auf einer diskontinuierlichen, stoßweisen Verschiedenheit der Lebenslage, wie es Häcker für ähnliche diskontinuierliche Variationsreihen von Radiolarien annimmt, so kommt man dazu, in ihr den Ausdruck eines inneren Faktors zu sehen, der die Organe zwingt, anstatt in der typischen Weise auf die Wirkungen der Außenfaktoren zu reagieren, dies stoßweise zu tun und zwar in Sprüngen, die einem Zahlengesetz entspringen, dessen materielles Substrat man sich in Form bestimmt gearteter Zellteilungen vorstellen kann. In der Tat vermochte Mc. Leod im Experiment eine gewöhnliche Variationskurve in eine derartige vielgipflige Kurve überzuführen.

Die andere Art qualitativ wirkender innerer Faktoren ist die, die der Variation ihre Richtung weist. Die Beobachtung und der Vergleich haben schon lange gezeigt, daß die Variabilität der verschiedenartigsten

Organismen eine Neigung hat, in bestimmten Richtungen zu verlaufen, orthogenetisch zu sein, und besonders das Studium der Färbungs- und Zeichnungsvariabilität der Tiere führt dazu, feststehende Richtungen für die Variationen anzunehmen. Das heißt also nichts anderes, als daß einer jeden Eigenschaft eine bestimmte „Potenz", wie Klebs sagt, zukommt, auf die Bewirkungen der Außenwelt nur in einer Richtung zu reagieren oder in Woltereck s Terminologie eine Reaktionsnorm. Das ist natürlich nichts anderes als eine erbliche Anlage, sodaß es begreiflich erscheint, daß in den Versuchen Towers am Coloradokäfer ebenso wie in den Temperaturexperimenten an Schmetterlingen sich zeigte, daß die Reaktion auf die Wirkung der äußeren Bedingungen eine nicht spezifische ist, sondern sämtliche Reize gleichgerichteten Effekt hervorrufen: die Reaktion kann eben nur in der Richtung der ererbten Potenz verlaufen. Und da wäre nun die weitere Frage zu stellen, was es verursacht, daß gerade eine bestimmte Richtung nur als Potenz vorhanden ist, z. B. beim Coloradokäfer oder der Nonne vom Albinismus zum Melanismus? Die Beantwortung einer solchen Frage würde zweifellos die Grenze überschreiten müssen, die vor der Hand der Lösung durch Beobachtung und Experiment gesetzt ist. Sie ist ja bekanntlich in Darwins Zuchtwahllehre und ihrer Erweiterung in Weismanns Germinalselektion gegeben; wir wollen uns aber bemühen, hier den sicheren Boden der Tatsachen nicht zu verlassen und uns damit begnügen, die Richtung weiterer Fragestellungen erkannt zu haben.

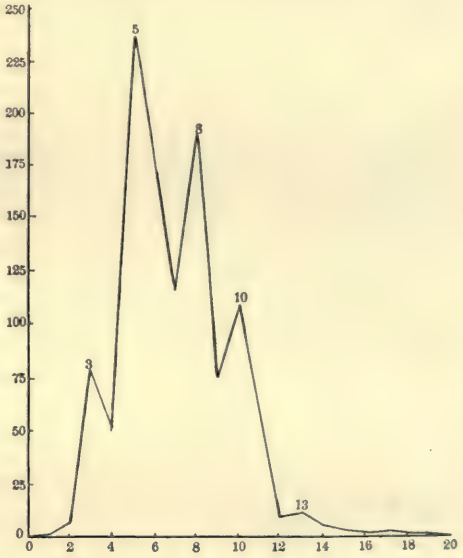


Fig. 33.
Variationskurve der Blumenblätterzahl von Primula officinalis mit Kurvengipfeln auf den Zahlen der Fibonaccireihe. Nach Ludwig aus Vernon.

Aber noch einen kleinen Ausblick in die Zukunft können wir uns nicht versagen, einen Fingerzeig in die Richtung, aus der vielleicht einmal eine exakte Analyse dieser Potenz oder Reaktionsnorm möglich sein wird.

Es ist für den physiologisch denkenden Biologen naheliegend, daß die innere Beschaffenheit, auf die die veränderten äußeren Bedingungen wirken, nicht eine mystische Disposition, sondern die chemische Beschaffenheit des Materials sein wird. Ließe sich das nachweisen, so wäre es auch klar, daß die Variabilität direkt aus Veränderungen der chemischen Grundlage des Organismus abzuleiten wäre. Einen ersten Schritt in dieser Richtung können wir in den Analysen erblicken, die Klebs von der Beschaffenheit seiner variierenden Pflanzen unter verschiedenen Bedingungen gibt. Die folgende Tabelle zeigt uns, wie verschieden die Werte verschiedener wichtiger Substanzen in den Blättern von Sedum unter verschiedenen Bedingungen sind:

Substanz	Prozente der Trockensubstanz in		
	weißem Licht	rotem Licht	blauem Licht
Lösliche Asche	11,08	15,2	23.7
Zucker	10,2	4,95	3,01
Kalkmalat	19,4	17,3	21,2
Freie Apfelsäure	5,27	5,41	4.44
Lösliches N	0,44	0,87	1,78
Stärke	6,68	3.5	2,25

Es läßt uns dieser Anfang erhoffen, daß auch die Variationslehre einmal auf den festen Boden der chemischen Physiologie wird gestellt werden können, und zu dieser Hoffnung haben wir um so mehr Berechtigung, als auch bei tierischen Objekten, ganz von ferne allerdings noch, dieses erstrebte Ziel winkt. Wir haben oben schon die sogenannte Cyclomorphose der Daphnien besprochen, ihre cyklischen Veränderungen im Laufe eines Jahres. Solche Cyclomorphosen, um deren Erforschung sich in der Neuzeit besonders Wesenberg-Lund große Verdienste erwarb, sind nun bei verschiedenen Planktonorganismen, auch solchen pflanzlicher Natur, beobachtet worden, vielleicht am schönsten und gründlichsten für das Rädertier Anuraea cochlearis, für dessen jährlichen Variationsgang Lauterborn jenen Ausdruck prägte. Nebenstehende Fig. 34 zeigt uns eine solche Variationsreihe aus einem und

demselben Gewässer in verschiedenen Jahreszeiten (auch Temporalvariation genannt). Die zu erwartende Abhängigkeit dieser Reihe von

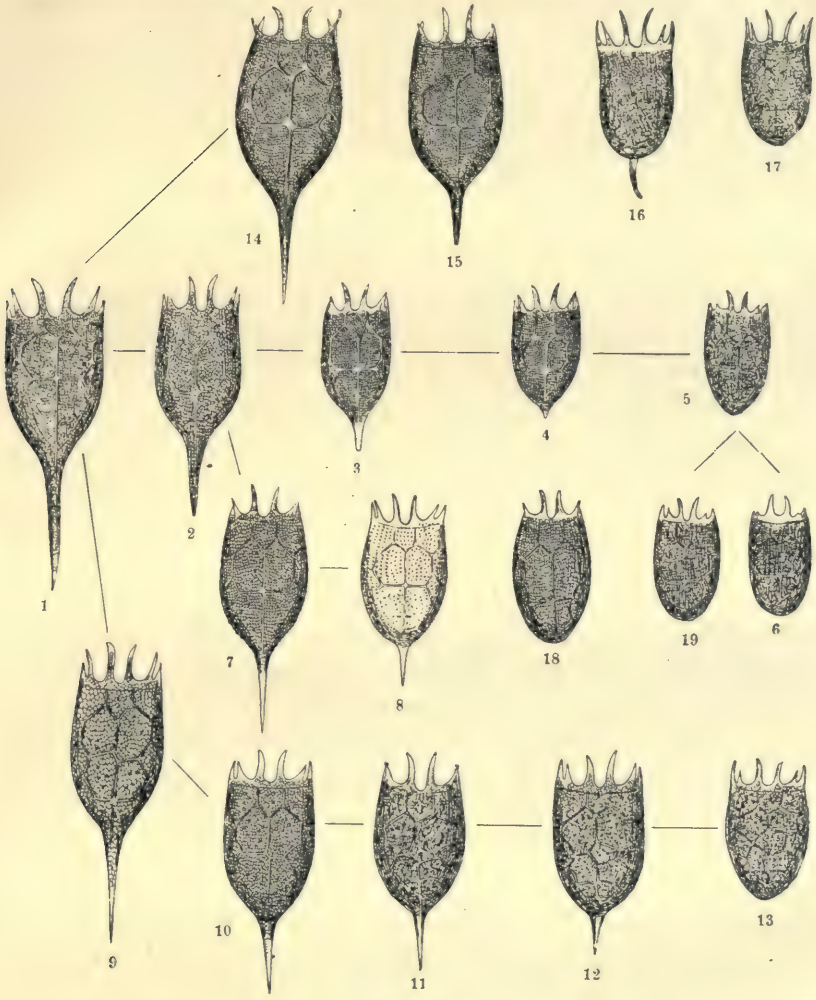


Fig. 34.
Cyclomorphose von Anuraea cochlearis (ausgewählte Typen), 1 die Ausgangsform macracantha, von der 4 verschiedenartige Cyclomorphosereihen ausgehen. Nach Lauterborn aus Steuer.

der Temperatur hat sich aber mit großer Wahrscheinlichkeit als irrig erwiesen. Es stellte sich vielmehr durch das Experiment heraus, daß

keinerlei äußere Faktoren für diese Cyclomorphose maßgebend sind, sondern innere Ursachen, und diese hängen zusammen mit der Sexualität, der Bildung befruchteter Wintereier. Nun kommt ja auch bei den Daphniden am Ende einer Cyclomorphose die Periode der Sexualität. Wir werden später genau erfahren, daß der Eintritt dieses Zustandes ebenfalls zum Teil von inneren Bedingungen abhängig ist; und hier hat sich nun zeigen lassen, daß jene inneren Bedingungen, d. h. die mehr oder minder große Neigung zur Sexualität Hand in Hand geht mit sichtbaren Verschiedenheiten der Eier, nämlich verschiedener Farbe (Papanikolau). Das besagt aber nichts anderes, als daß die wechselnde Neigung zur Sexualität, der innere Faktor, der in jenem anderen Fall formbestimmend war, mit Veränderungen im Chemismus der Zelle Hand in Hand geht. Es ist also zu hoffen, daß es auch einmal gelingen wird, diese Veränderungen als bewirkende Ursache jener Erscheinungen zu erkennen.

Vierte Vorlesung.

Die Bedeutung der statistischen Methoden für die Erforschung biologischer Probleme: Homogame Vermehrung, Correlation, Zuchtwahl. Die Grenze der Anwendbarkeit der Methode: Definition erblicher Rassen und zweigipflige Kurven.

Wir sind nunmehr über das Wesen der fluktuierenden Variabilität unterrichtet und haben auch mancherlei Vorstellungen über ihre Beziehung zu äußeren und inneren Faktoren gewonnen. Es zeigte sich dabei nun stets, daß die Befunde dann am sichersten feststanden, wenn die Variabilität mit der exakten Methode der Statistik betrachtet wurde. Zunächst ist es klar, daß nur durch sie ein Material, welches zu Versuchen über Erblichkeitsfragen verwandt werden soll, wirklich so analysiert werden kann, daß die Resultate auf festem Boden stehen. So erscheint uns die Variationsstatistik als ein Grundstein der ganzen Vererbungslehre, und wir verstehen es, weshalb z. B. Johannsen in seinem berühmten Werk den größeren Raum der Entwicklung und Anwendungsweise dieser Methoden widmet. Ehe wir aber ihre Bedeu-

tung für die eigentliche Erblichkeitslehre würdigen lernen, wollen wir einen Blick auf die Forschungsmöglichkeiten werfen, die durch diese Methode eröffnet werden. Es werden uns dabei von selbst auch die Grenzen sichtbar werden, die einer solchen Behandlung biologischer Gegenstände gesteckt sind.

Es ist klar, daß zunächst alles, was rein beschreibend über variable Eigenschaften gesagt werden kann, der statistischen Behandlung zugängig ist. Dafür sind ja genug Beispiele schon angeführt. Es können aber auch rein biologische Fragen durch diese Methode geklärt werden. Einige haben wir ja bereits kennen gelernt, wie die Fragen der geographischen, klimatischen und Lebenslagevariation, die Bedeutung der Amphimixis für die Variabilität und überhaupt die Probleme der Variabilitätsursachen. Einige weitere Beispiele wollen wir jetzt kennen lernen, die uns sowohl den positiven als auch den negativen Wert jener Betrachtungsweise allmählich werden klar werden lassen.

Eine derartige Gruppe biologischer Erscheinungen und Fragestellungen ist die geschlechtliche Auswahl bei der Fortpflanzung. Für die Darwinsche Theorie ist es von größter Bedeutung, ob eine solche stattfindet, denn wenn Variationen den Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten liefern sollen, ist es auch nötig, daß abweichende Variationen miteinander zur Fortpflanzung kommen und so die Grundlage für das geben, was man als Divergenz bezeichnet, das Auseinanderstrahlen der sich bildenden neuen Formen von der Form der Vorfahren. Romanes geht so weit, in Bezug auf diesen Punkt zu sagen, daß wenn wir Variabilität und Erblichkeit als gegeben annehmen, die ganze Abstammungslehre sich auf die Frage konzentriert, ob gleiche Variationen sich mit gleichen paaren, ob es eine „Homogamie“ gibt. Denn wenn dies sich nicht erweisen ließe, so müßte die beliebige Vermehrung zwischen den Varietäten immer wieder zur Einförmigkeit zurückführen. (Was übrigens, auch wenn nur auf erbliche Varianten bezogen, nicht ganz richtig ist, wie uns später die Betrachtung des Mendelismus lehren wird.) Zur Entscheidung einer solchen Frage ist die Variationsstatistik in hohem Grade befähigt. Genaue Messungen natürlicher Paarlinge nach ihren Eigenschaften muß die Antwort ergeben. Für die erwähnten Paramaecien ließ sich in der Tat auf diese Weise feststellen, daß immer

annähernd gleiche Tiere konjugieren[1]. Das gleiche gilt auch für die so oft angezogenen Coloradokäfer, bei denen sich immer annähernd gleich große Exemplare paaren. In der folgenden Tabelle nach Tower sind die Tiere in zehn Größenklassen geordnet und man sieht, daß bei den meisten Pärchen die Mehrzahl der Tiere in beiden Geschlechtern der gleichen Klasse angehörten. (Die Tabelle, auf deren Herstellung wir gleich zu sprechen kommen werden, ist so zu lesen, daß z. B. die erste vertikale Reihe bedeutet, daß von 100 Männchen der Längenklasse 1 volle 90 mit Weibchen der Längenklasse 1 sich paarten, 6 mit Weibchen der Klasse 2 und nur 4 mit Weibchen der Klasse 3 usw.). Es ist bemerkenswert, daß mit den gleichen Methoden auch für den Menschen durch Pearson eine solche bewußte oder unbewußte Neigung zur Heirat zwischen in den verschiedensten variabeln Charakteren ähnlichen Paaren festgestellt ist, während Galton, wie wir sehen werden, nichts derartiges fand.

Größenklasse der ♀	Größenklasse der ♂									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	**90**	10	2	—	—	—	—	—	—	—
2	6	**70**	6	—	—	—	—	—	—	—
3	4	13	**71**	13	1	—	—	—	—	—
4	—	7	12	**74**	10	5	—	—	—	—
5	—	—	8	12	**76**	10	5	1	—	—
6	—	—	1	1	11	**70**	11	2	3	—
7	—	—	—	—	2	13	**82**	**85**	6	1
8	—	—	—	—	—	12	2	10	**88**	3
9	—	—	—	—	—	—	—	2	2	6
10	—	—	—	—	—	—	—	—	1	**90**

Vielleicht die wichtigste biologische Erscheinung, für deren Erforschung sich die Variationsstatistik als unentbehrliches Hilfsmittel erwiesen hat, ist die Korrelation. Als solche bezeichnet man bekanntlich die Wechselbeziehung oder Abhängigkeit zwischen verschiedenen Eigenschaften des gleichen Individuums. Klassisch sind ja die Bei-

[1] Bei anderen Infusorien wurde allerdings diese Homogamie nicht festgestellt (Enriques).

spiele für Korrelation, die Darwin in Fülle verzeichnet hat. So sollen Tauben mit weißem, gelbem, blauem oder silberfarbigem Gefieder nackt geboren werden, die mit anderen Farben aber im Daunenkleid. Katzen mit blauen Augen sind taub, haben sie nur ein blaues Auge, so sind sie auch nur auf der gleichen Seite taub. Vogelarten mit Federbüschen, wie die polnischen Hühner, haben Gehirnhernien und so gibt es eine Fülle von Beispielen biologischer oder anatomischer Natur, die man bei Darwin finden kann. Es spielt also die Korrelation in fast allen Zweigen der biologischen Wissenschaften eine ungeheure Rolle, vor allem in der Physiologie. Eine Frage der Korrelation ist es etwa, in welcher Weise das Gewicht der Knochen oder ihr Kalkgehalt von der Muskelmasse abhängig ist, oder ob ein Zusammenhang zwischen dem Größenwachstum einer Frucht und ihrem Gehalt an bestimmten Substanzen besteht. Eine Korrelationsfrage ist es aber auch, welcher Zusammenhang Alkoholismus und Verbrechen verbindet oder Gehirngewicht und geistige Fähigkeiten oder zwei verschiedene psychische Funktionen oder Fähigkeiten, etwa die Schnelligkeit zu addieren und die Töne zu unterscheiden. Kurzum, überall, wo zwei Eigenschaften von Organismen verglichen werden, begegnet uns die Frage ob Korrelation oder nicht. So ist dieses Problem denn auch zu einem der interessantesten der experimentellen Biologie, besonders der Pflanzen (Göbel) geworden. Wenn man nun unter Zugrundelegung der Variabilitätslehre vergleichen will, ob eine Korrelation insofern existiert, als zwei variable Eigenschaften in Abhängigkeit von einander variieren, so bedient man sich dabei einer Form, die unserer Aufzählungsreihe für die gewöhnliche Variabilität entspricht. Man benutzt nur statt einer Reihe ein Quadrat oder Rechteck. Als Beispiel kann die auf der vorigen Seite wiedergegebene Korrelationstabelle für die Größe der paarenden Coloradokäfer dienen. Von links nach rechts trägt man die Klassen des einen der zu betrachtenden Merkmale ein, in unserem Fall die Größenklassen für die männlichen Käfer. Von oben nach unten finden sich die Klassen des anderen mit jenem zu vergleichenden Merkmals, hier die Größenklassen der Weibchen. Dann muß man sein Material folgendermaßen ordnen, indem man von einem der Merkmale, gleichgültig welchem, ausgeht: Man ordnet in unserem Fall z. B. die

Paare, die man kopulierend findet, nach der Klasse der Männchen und erhält somit 10 Portionen von Pärchen entsprechend ihrer Größe. Dann führt man in jeder Portion wieder eine solche Ordnung durch, daß hier die in Bezug auf das eine Merkmal, in unserem Falle Männchenlänge, gleichartigen Paare nach den Klassen des anderen Merkmals, also Weibchenlänge, geordnet werden. Man würde also die Portion, die die größten Männchen der Klasse 10 enthielte, in Bezug auf ihre Weibchen einteilen in 1 Zehnermännchen mit Weibchen Klasse 7, 3 Zehnermännchen mit Weibchen Klasse 8, 6 ebensolche mit Weibchen von 9 und 90 Zehnermännchen mit Zehnerweibchen. Die so gefundenen Zahlen werden dann in die Stellen der Tabelle eingesetzt, die den betreffenden Größen für beide Merkmale entsprechen. Einer solchen Tabelle sieht man dann sogleich an, ob eine richtige Korrelation besteht. Steigt sie in so regelmäßiger Weise von links nach rechts ab, so besteht auch eine schöne Korrelation, steigt sie ebenso von links nach rechts an, so haben wir auch Korrelation, aber umgekehrt gerichtete, negative, indem mit dem Steigen des einen Merkmals das andere fällt. Es ist klar, daß eine völlig ideale vollständige Korrelation sich in folgender Weise ausdrücken würde:

Klassen	a	b	c	d	e	f	g	h	i	k	l
1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	—	—	45	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	120	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	210	—	—	—	—	—	—
6	—	—	—	—	—	428	—	—	—	—	—
7	—	—	—	—	—	—	210	—	—	—	—
8	—	—	—	—	—	—	—	120	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—	—	—	45	—	—
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—
11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1

Bei ganz fehlender Korrelation käme natürlich im Idealfall das vollständig symmetrische Bild der folgenden Tabelle heraus, wobei die gleichen 1200 Individuen betrachtet sind:

Klassen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
2	—	—	—	1	2	4	2	1	—	—	—
3	—	—	1	5	9	15	9	5	1	—	—
4	—	1	5	12	20	44	20	12	5	1	—
5	—	2	9	20	39	70	39	20	9	2	—
6	1	4	15	44	70	160	70	44	15	4	1
7	—	2	9	20	39	70	39	20	9	2	—
8	—	1	5	12	20	44	20	12	5	1	—
9	—	—	1	5	9	15	9	5	1	—	—
10	—	—	—	1	2	4	2	1	—	—	—
11	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—

Ebenso wie man nun für die Variabilität in dem Variationskoeffizienten ein gutes Maß besitzt, so benutzt man auch, um einen kurzen Ausdruck für die Stärke der Korrelation zu haben, einen Koeffizienten. Dieser Korrelationskoeffizient r wird nach der Bravaisschen Formel berechnet, welche lautet: $r = \frac{\Sigma a_x \cdot a_y}{n \cdot \sigma_x \cdot \sigma_y}$. Das bedeutet: a ist die Abweichung vom Mittel der Eigenschaft, und wenn wir die eine der zu betrachtenden Eigenschaften als x Eigenschaft oder supponierte Eigenschaft bezeichnen, die andere als y Eigenschaft oder relative Eigenschaft, so ist a_x die Abweichung vom Mittel für die eine und a_y die für die andere Eigenschaft. n bedeutet wieder die Gesamtsumme der Individuen und σ die Standardabweichung, deren Berechnung wir schon kennen gelernt haben, mit dem Index x resp. y wieder auf die beiden Eigenschaften bezogen. Es muß also für jedes Individuum die Abweichung der einen mit der der anderen Eigenschaft multipliziert und diese sämtlichen Produkte addiert (Σ = Summenzeichen) werden und dann durch das Produkt aus der Individuenzahl mal den beiden Standardabweichungen dividiert werden. Bei Anwendung dieser Formel — ihre bequeme Handhabung erfordert natürlich die Kenntnis einiger Vereinfachungsmethoden — kommt für den Korrelationskoeffizienten r immer eine Zahl zwischen — 1 und + 1 heraus. Ist $r = 1$, so bedeutet das völlige Korrelation, ist es = 0 so besagt das fehlende Korrelation. Ist es negativ, so besagt das negative oder umgekehrte Korrelation, die wir oben schon kennen lernten. Wenn wir demnach in einer

Untersuchung die Mitteilung finden, daß $r = 0{,}98$ ist, so bedeutet das eine denkbar gute Korrelation. Es ist natürlich klar, daß auch die Korrelation sich graphisch darstellen läßt. Galtons Methode hierfür wird uns später begegnen.

Und nun wollen wir einmal einige wirkliche Beispiele betrachten, die uns zeigen sollen, welcher Art die Resultate sind, die mit statistischer Betrachtung der Korrelation erzielt werden können. Natürlich sehen wir von soziologischen Beispielen ab, wie also etwa Korrelation von Alkoholismus und Kriminalität, von phrenologischen, wie Beziehungen zwischen Schädelform und Talent zur Mathematik, von rein physiologischen, wie Beziehung zwischen Volum eines Organs und Leistungsfähigkeit oder gar rein psychologischen, wie Beziehung von Gedächtnis und Merkfähigkeit, und beschränken uns auf rein biologische Fälle. Einen solchen, die homogame Auswahl der Geschlechter, haben wir ja sogar zum Ausgangspunkt dieser Betrachtungen genommen; er zeigte uns die Anwendbarkeit der Methode auf darwinistisch-biologische Probleme.

Ein weiteres Beispiel soll sich auf einen entwicklungsphysiologischen Fall beziehen. Ein viel erörtertes Problem der Entwicklungsmechanik ist die Frage der bilateralen Symmetrie zahlreicher Tiere. Bei den meisten Tieren sind ja rechte und linke Hälfte spiegelbildlich gleich. Es hat sich nun durch die Studien der experimentellen Entwicklungsgeschichte gezeigt, daß sehr häufig bereits durch die erste Teilung der Eizelle das Material für die symmetrischen Körperhälften gesondert wird, die sich nun in gewissem Maße unabhängig von einander entwickeln. Die homologen Organe der beiden Körperhälften sind natürlich den allgemeinen Variabilitätsgesetzen unterworfen und zeigen die typische individuelle Variation. Ist jene Unabhängigkeit aber vorhanden, so wird es natürlich nur zufällig der Fall sein, daß bilateralhomologe Merkmale, z. B. die rechte und linke Hand, der gleichen Variationsklasse angehören, wenn auch die gesamte Variabilität im großen Ganzen auf beiden Seiten die gleiche ist, da ja beide Körperhälften im großen Ganzen der Wirkung der gleichen äußeren Bedingungen ausgesetzt sind. Wenn man also zahlreiche Individuen vergleicht, so wird sich eine Korrelation der Variabilität in beiden Körperhälften ergeben,

d. h. wenn auch die Symmetrie für die einzelnen Individuen keine vollständige ist, so ist es doch für eine Masse von ihnen eine „Kollektivsymmetrie" (Duncker). Folgende Korrelationstabelle zeigt im Anschluß an Duncker die Richtigkeit dieses Gedankengangs an einem Beispiel, der Messung der Länge der proximalen Glieder des Zeigefingers der beiden Hände bei 551 englischen Frauen, die Pearson und Whiteley ausführten:

Länge rechts	Länge links													
	38,5	39,5	40,5	41,5	42,5	43,5	44,5	45,5	46,5	47,5	48,5	49,5	50,0	51,5
39,5	4	4	6	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
40,5	4	8	30	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
41,5	4	—	52	48	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—
42,5	—	—	16	68	84	18	6	—	—	—	—	—	—	—
43,5	—	—	—	14	128	155	29	4	—	—	—	—	—	—
44,5	—	—	4	4	28	142	181	33	—	—	—	—	—	—
45,5	—	—	—	—	4	39	181	146	28	4	—	—	—	—
46,5	—	—	—	—	—	6	21	114	165	22	—	—	—	—
47,5	—	—	—	—	—	—	2	9	98	71	14	4	—	—
48,5	—	—	—	—	—	—	—	—	13	54	48	11	—	—
49,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	26	7	4	—
50,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—
51,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2

(In der Tabelle sind die Zahlen mit 4 multipliziert, um Brüche zu vermeiden, so daß es den Anschein hat, als ob 2204 Individuen untersucht wären. Die Klassenspielräume betragen 1,27 mm, womit die Längenzahlen der Tabelle zu multiplizieren sind, um die absoluten Zahlen zu erhalten. Der Grund zu einer derartigen Anordnung ist ein praktisch-methodologischer.)

Schließlich sei noch ein Beispiel aus der züchterischen Praxis angeführt. Für die Zuckerrübenzucht ist natürlich das Ideal die Erzielung eines möglichst hohen Zuckergehalts. Bei einer bestimmten Rübensorte zeigte sich nun, daß Zuckerreichtum mit starker Verzweigung der Wurzeln Hand in Hand ging, welch letzteres dem Praktiker nicht erstrebenswert ist. Daran anschließend faßte — wenn wir Johannsens Darstellung folgen — die Ansicht bei den Züchtern Fuß, der Zuckergehalt stehe in fester Korrelation zur Zweigbildung. Johannsen hat

nun die Daten, die der Züchter Helweg zum Beweis dieser Ansichten vorgebracht hat, im Sinne der korrelativen Variabilität betrachtet und daraus folgende Tabelle gewonnen:

Prozente verzweigter Rüben	Prozentiger Gehalt an Trockensubstanz							
	7,5	8	8,5	9	9,5	10	10,5	
0	—	—	—	—	1	—	—	—
2	—	—	—	4	5	—	—	—
4	—	1	3	9	11	6	2	—
6	—	2	7	7	5	6	1	—
8	—	2	7	6	3	2	2	—
10	—	—	2	3	—	1	—	—
12	—	—	—	1	—	—	—	—
14	—	—	—	—	1	—	—	—
16	—	—	—	—	—	—	—	—

Die Zahlenverteilung zeigt schon auf den ersten Blick, daß die supponierte Korrelation zwischen Verzweigung und Zuckergehalt nicht besteht. Berechnet man den Korrelationskoeffizienten, so ergibt sich $r = -0{,}174$, also, da r negativ ist, eher eine umgekehrte Korrelation, bei seiner Nähe zu o aber auch diese nahezu nicht. Die vorgeführten Beispiele genügen wohl, um die Anwendung der Variationsstatistik auf die Korrelationslehre zu belegen. Sie wird uns ohnedies bald wieder begegnen, denn es ist klar, daß auch die Vererbung selbst als Korrelation dargestellt werden kann, nämlich zwischen Eltern und Nachkommen. Galton ist sogar auf diese Weise zu seinem berühmten Gesetz gekommen, wie sich bald zeigen wird. Und damit können wir uns immer mehr dem Zentrum, dem wir zustreben, nähern, der Anwendung der statistischen Betrachtungsweise auf die Erblichkeitslehre.

Ein Beispiel für die statistische Behandlung biologischer Probleme, die aufs engste mit der Genetik verknüpft sind, möge uns unserem Ziele einen weiteren Schritt noch näher bringen. Es diene gleichzeitig als Folie für eine Untersuchungsweise des gleichen Problems, die uns in einer der nächsten Vorlesungen mit einer der wichtigsten Erkenntnisse der modernen Erblichkeitslehre bekannt machen wird. Wir sprechen von der Untersuchung des eigentlichen Zentralproblems des Darwinismus, der Zuchtwahllehre, den Versuchen, die gemacht wurden, die

artverändernde Wirkung der Selektion zahlenmäßig zu beweisen. Eine Untersuchungsserie, die hier eine gewisse Berühmtheit erlangt hat, die von Weldon an Krabben, wollen wir als Beispiel wählen. Zuerst Thompson, dann Weldon stellten an Krabben im Sund von Plymouth fest, daß in einer Reihe von Jahren die durchschnittliche Frontalbreite des Panzers, bezogen auf Tiere gleicher Länge, sichtlich abnahm. So war die prozentuale Breite im Jahr 1893 76,3, 1895 75,4, 1898 74,4. Weldon glaubte, daß dies darauf beruhe, daß durch einen aktuellen Zuchtwahlprozeß die Tiere mit breiterem Panzer zu Grunde gingen; die bessere Anpassung der überlebenden sollte auf folgendem beruhen: Durch den Bau eines Wellenbrechers waren die physikalischen Ver-

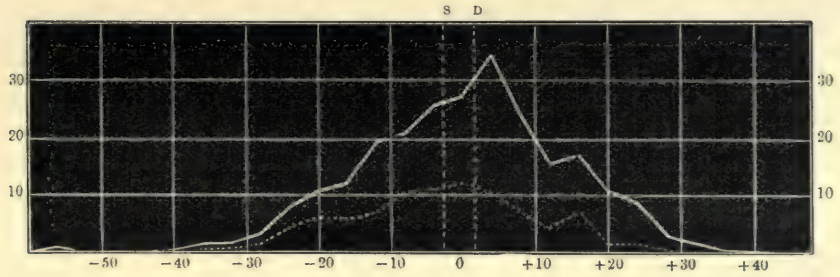


Fig. 35.
Kurve für Weldons Selektionsversuch an Krabben. Punktiert die Kurve der Überlebenden. Nach Weldon.

hältnisse der Bucht völlig verändert worden, vor allem wurden größere Tonmengen durch einen Fluß eingeführt und die Sandmenge durch die Vergrößerung der Stadt und der Docks vermehrt, sodaß in der Tat sich nachweisen ließ, daß manche Tierarten die Bucht verließen. (Daß tatsächlich solche Faktoren die Fauna sehr beeinflussen, zeigte sich ja auch an der Fauna der Neapler Bucht nach dem Aschenregen des letzten Vesuvausbruchs). Da der gezähnte Rand des Carapax als Atemfilter dient, so ist es denkbar, daß die schmaleren Tiere wirklich vor einer Verschlammung der Kiemen besser geschützt waren. Da es nun nicht möglich war, die Exemplare zu untersuchen, von denen angenommen wurde, daß sie getötet seien, so imitierte Weldon künstlich die gleiche Situation, indem er die Krabben in Gefäßen hielt, in denen dauernd

feiner Ton aufgewirbelt wurde. Nach einiger Zeit wurden dann die toten Individuen gemessen und mit den lebenden verglichen. Umstehende Figur 35 gibt die Kurve der Frontalbreite bei 248 Versuchstieren wieder, wobei die punktierte Kurve sich auf die 94 Überlebenden bezieht. Die Senkrechte bei o entspricht nun dem Mittelwert der Ausgangstiere, die Linie *D* dem der Gestorbenen, die Linie *S* dem der Überlebenden, woraus hervorgeht, daß es die breitesten waren, die zuerst starben. Damit sollte aber bewiesen sein, daß die Zuchtwahl allmählich eine schmälere Rasse bilde.

Man — besonders Cunningham und Przibram — hat gegen diese Versuche zahlreiche Einwände erhoben, die sich alle dahin zusammenfassen lassen, daß bei der Statistik ganz vergessen wurde, das Material biologisch zu analysieren. Um einen derartigen Schluß auf solche Weise begründen zu können, müßte aber erst die individuelle Variabilität des Merkmals unter dem Einfluß der Temperatur, Nahrung, Sauerstoffgehalt, kurzum der Lebenslage analysiert sein, es muß die Lebensdauer und die Generationenzahl im Experiment feststehen, es muß die Schwankung oder Konstanz des Merkmals beim individuellen Wachstum feststehen (tatsächlich vermindert sich die Frontalbreite nach Przibram mit der Häutung), kurzum, die biologische Analyse kann leicht die statistischen Resultate zu nichte machen. Hier erkennen wir gut, wie weit man statistisch kommen kann und wo die Methode an ihre natürliche Grenze gelangt. Wären aber alle Fehlerquellen auch ausgeschaltet gewesen, so hätte alles doch an der Frage gelegen: Ist mit der Verschiebung des Mittelwerts eine erbliche Veränderung verbunden? Wir sehen uns also wieder an der Grenze der Erblichkeitsprobleme und vor die Frage gestellt, ob sie auf statistischem Wege gelöst werden können.

Wo hier die Berührungspunkte liegen und andererseits bis zu welchem Punkt die biologische Forschung mittels jener Methode gelangen kann, bis sie auf ihre unüberbrückbare Grenzlinie kommt, können wir nicht besser uns klar machen, als indem wir einen konkreten Fall betrachten, in dem die Analyse in besonders ausgezeichneter Weise bis zu jenem Punkt durchgeführt wurde. Wir betrachten die Heinckeschen Studien über die Naturgeschichte des Herings, die ursprünglich aus rein prak-

tischen Gesichtspunkten heraus unternommen waren, um folgende Fragen zu lösen: Bilden die Heringe der europäischen Meere einen einzigen Stamm, dessen Glieder, die Heringsschwärme, weite regellose Wanderungen unternehmen, oder zerfällt die Spezies Hering in unterscheidbare Lokalrassen mit festbestimmtem Wohngebiet, in dem sie regelmäßige jährliche Wanderungen ausführen? Erstrecken sich die Wanderzüge über große oder kleine Strecken? Sind die zoologischen Unterschiede der Lokalformen erblich? Die Beantwortung aller dieser Fragen muß es dann ermöglichen, durch Identifizierung der einzelnen Schwärme auf ihren Wanderungen deren Weg festzulegen, was für die Fischereipraxis von größter Bedeutung ist. Für die uns hier beschäftigenden Probleme stehen natürlich die Rassenfragen im Vordergrund. Durch die allgemeinen biologischen Verhältnisse der Lebens- und Fortpflanzungsweise des Herings ist nun sein Auftreten in geschlossenen Rassenverbänden gegeben. Der Hering lebt nämlich von Geburt an als geselliges Herdentier in Schwärmen, deren Richtung von der Menge der als Nahrung dienenden Planktontiere abhängt. Zum Zwecke des Laichens sammelt er sich in dichteren Schwärmen, die typische Laichplätze von besonderem Charakter aufsuchen, um dort ihre Eier an die Unterlage anzukleben. Diese Laichschwärme sind innerhalb eines bestimmten Wohngebietes völlig konstant, während im Gesamtwohngebiet der Art die größten Verschiedenheiten herrschen können. Also ein Hering der westlichen Ostsee hat Jahr für Jahr seine festbestimmten Laichplätze mit bestimmter Wasserbeschaffenheit und die Schwärme werden in bestimmten Monaten mit Sicherheit an bestimmten Stellen getroffen. An den Laichplätzen wird dann nur einmal im Jahr abgelaicht. Da sich aus der Brut eines solchen Laichplatzes immer wieder die neuen Schwärme bilden, so sind die Glieder eines Schwarms wie der Schwärme eines engbegrenzten Gebietes alle blutsverwandt; wenn also Rassen existieren, sind sie in den Laichschwärmen verschiedener Gebiete zu suchen. Um nun die Existenz der Rassen feststellen zu können — denn mit den üblichen Unterscheidungsmerkmalen der Systematik kommt man nicht weiter — gibt es nur eine Methode, nämlich die variationsstatistische Untersuchung der variierenden Einzelmerkmale, welchen Weg Heincke in ausgedehntestem Maße (über 100 000 Messungen

und Zählungen) beschritt. Wie zu erwarten, ergab sich, daß die einzelnen meß- und zählbaren Eigenschaften, im Ganzen über 60, die berücksichtigt wurden, wie Wirbelzahl, Kielschuppenzahl, Zahl der pylorischen Darmanhänge, relative Schädelbreite, sich bei einer großen Zahl von Individuen des gleichen Schwarms nach dem Fehlergesetz verhielten, eine typische Binomialkurve gaben. Verglich man nun aber die Kurven bei verschiedenen Heringsformen, den erwarteten Rassen, so zeigte sich, daß jeder Rasse für jedes Merkmal ein typischer Mittelwert zukam. Es läßt sich also durch die sämtlichen Mittelwerte der verschiedenen Eigenschaften jede Rasse charakterisieren und zwar sind die Unterschiede um so größer, je weiter die Rassen geographisch, d. h. in der Verschiedenheit äußerer Bedingungen von einander getrennt sind. Die folgende Tabelle illustriert dies Ergebnis:

Rasse	Mittel der Eigenschaften			
	Wirbelzahl	Nummer des Wirbels mit 1. geschlossenem Hämalbogen	Längenbreitenindex des Schädels	Kielschuppenzahl
Norwegischer Frühjahrshering	57,6	27,0	30,1	14,0
Frühjahrshering des großen Beltes	55,8	24,5	30,8	14,4
Frühjahrshering der Schley	55,5	24,3	30,8	13,7
Frühjahrshering von Rügen	56,0	25,0	30,4	13,9
Frühjahrsströmling von Stockholm	55,2	24,8	29,2	13,4
Hering des weißen Meeres	53,6	25,3	30,6	12,4
Frühjahrshering des Zuidersees	55,3	24,1	31,1	14,3
Herbsthering der Ostküste Schottlands	56,5	24,6	—	14,8
Herbsthering der südöstlichen Nordsee	56,4	24,9	—	15,0
Herbsthering der Jütlandbank	56,6	—	31,0	14,5
Herbsthering der westlichen Ostsee	55,7	25,5	31,0	14,5

Da nun diese verschiedenen Rassencharaktere in verschiedenen Jahren an den gleichen Stellen die gleichen sind, so ist anzunehmen, daß sie erblich sind.

Nun aber ist mit Hilfe dieser Erkenntnisse die Frage der Wanderungen zu lösen und da ist es klar, daß es möglich sein muß, deren Weg zu bestimmen, wenn man an den verschiedensten Stellen und zu den verschiedensten Zeiten Heringe als Stichproben fängt und deren Rassenzugehörigkeit bestimmt. Der Erfolg hängt also davon ab, daß es gelingt, für jedes einzelne Individuum die Rasse festzustellen. Das ist ohne weiteres in Anbetracht der Variabilität der Merkmale nicht möglich. Ein Hering z. B. bei dem man 56 Wirbel und 14 Kielschuppen findet, kann so ziemlich allen Rassen angehören. Auf Grund der Wahrscheinlichkeitsrechnung ließ sich nun doch eine Methode finden, die Schwierigkeiten zu umgehen. Wenn man möglichst viele Merkmale ins Auge faßt, so hat jedes einzelne seine Variabilitätsreihe nach den Gesetzen des Zufalls. Es kann also ein zufällig herausgegriffenes Individuum in Bezug auf eine Eigenschaft dem Mittelwert entsprechen, aber auch ein mehr oder minder entfernter Minus- resp. Plusabweicher sein. Es besteht nun eine gewisse Unabhängigkeit in der Variabilität der einzelnen Eigenschaften, sodaß dasselbe Tier in der einen ein Plus-, in der anderen ein Minusabweicher sein kann. Werden nun möglichst verschiedene Eigenschaften eines Individuums in Bezug auf ihre Abweichung vom Mittelwert der Rasse betrachtet, so zeigt sich, daß diese Abweichungen sich auch nach den Gesetzen des Zufalls gruppieren (wenn man sie in einer bestimmten, durch die Wahrscheinlichkeitsrechnung festgelegten Einheit betrachtet), daß also die geringeren am häufigsten, die größten am seltensten auftreten. Oder mit anderen Worten: Bei der zufälligen Kombination einer sehr großen Anzahl von Eigenschaften im Individuum, sind die Abweichungen in den einzelnen Eigenschaften (in der gleichen Einheit, ihrem wahrscheinlichen Fehler ausgedrückt) im Prinzip genau die gleichen Zahlen wie die Abweichungen einer Eigenschaft bei zahlreichen Individuen, oder, auf die gleiche Einheit bezogen ist die Variationsreihe einer Eigenschaft für viele Individuen die gleiche wie die vieler Eigenschaften für ein Individuum.

Nun ist es eine charakteristische Eigenschaft einer jeden normalen Variationsreihe, daß die Summe der Quadrate der Abweichungen vom Mittel ein Minimum ist: berechnet man aus irgend einer der im 2. Vortrag aufgeführten Reihen diese Summe, so ist sie immer kleiner als

irgend eine Summe, die auf die Abweichungen von irgend einem anderen als dem Mittelwert berechnet werden kann, sie ist ein Minimum. Nehmen wir z. B. die Zahlen 21, 22, 25 und 28, so ist das Mittel 24, die Abweichungen von ihm sind — 3, — 2, + 1, + 4, und deren Quadrate 9, 4, 1, 16, die Quadratsumme also 30. Berechnet man diese Summe nun auf irgend eine andere Zahl als den Mittelwert, z. B. 23, dann muß sie größer sein. Die Abweichungen sind dann — 2, — 1, + 2, + 5 und die Quadrate 4, 1, 4, 25, die Quadratsumme also 34, d. h. sie ist größer als jene. Das würde für jeden anderen Wert ebenso stimmen, d. h. also, die Quadratsumme der Abweichungen vom Mittelwert ist ein Minimum. Aus dieser Tatsache, im Zusammenhang mit dem Vorhergehenden, ergibt sich somit die Möglichkeit, die Zugehörigkeit eines jeden Individuums zu einer Rasse zu bestimmen: es gehört der Rasse an, auf deren Mittelwerte bezogen die Quadratsumme aller Abweichungen aller Eigenschaften ein Minimum ist. Es wird also z. B. ein Hering im Weißen Meer gefunden, der nach seiner Wirbelzahl 58 ein norwegischer Frühjahrshering, ein Herbsthering der Jütlandbank oder ein Weißmeerhering sein kann. Berechnet man nun für eine Menge von Eigenschaften dieses Tieres die Quadratsumme der Abweichungen von den Mitteln jener drei Formen, so erhält man — so ist es in einem von Heincke berechneten Fall — bei der Berechnung auf Mittel der Rasse von

Weißem Meer	3,213
Norwegischem Frühjahrshering	3,696
Jütlandbank	6,317

Es ergibt sich also ein Minimum für den Weißenmeerhering, dieser Rasse gehört also das Individuum an[1].

Wenn wir von den rein praktischen Ergebnissen absehen — und es sei bemerkt, daß Duncker die gesamten Resultate bei einer anderen Fischgruppe, den Syngnathiden bestätigen konnte — so ist es klar, daß durch derartige mustergiltige Untersuchungen die zuverlässigsten Grundlagen für die Vererbungslehre geschaffen werden, die allerge-

[1] Die hier gegebenen Zahlen stellen nicht direkt die Quadratsumme der Abweichungen, sondern diese dividiert durch die Eigenschaftenzahl dar. Es ist dies aus gewissen Gründen praktischer, ergibt aber natürlich prinzipiell das Gleiche.

nauste Kenntnis der Elemente, mit denen sie arbeitet, der elementaren Einheiten der Organismenwelt. Wir sind im Stande, bei einem Hering seine Familienzugehörigkeit auf das genauste zu bestimmen und ersehen daraus die Existenz typisch verschiedener Rassen, die als nichts anderes vorzustellen sind, als etwa die Rassen der Haustiere. Bei einer Bulldogge ist es nun selbstverständlich, daß ihre Nachkommen auch Bulldoggen sind, die Rasseneigentümlichkeiten sind also erblich. Sollen solche Rassen, wie beim Hering oder der Seenadel, aber wirklich Etappen in der Bildung neuer Arten sein, so müssen ihre Charaktere erblich sein. Andernfalls sind sie nichts anderes als jene oben besprochenen Lebenslagevariationen, etwa wie beim Coloradokäfer, die sofort mit dem Wechsel der Lebenslage in andere übergeführt werden konnten. Solche Rassen hätten aber mangels Erblichkeit keine Bedeutung für die Artbildung, sie wären nur der wechselnde Ausdruck wechselnder äußerer Bedingungen. Kann nun mit jenen statistischen Untersuchungsmethoden diese elementare Frage, erbliche, für die Artbildung wesentliche Rasse oder nichterbliche Lebenslagevariation gelöst werden? Wenn, wie wir gleich sehen wollen, diese Frage verneint werden muß, so sind wir damit an der Grenze der mit der statistischen Methode für die Genetik zu erlangenden Ergebnisse angelangt. Sie kann zu so glänzenden und prinzipiell bedeutungsvollen Ergebnissen führen, wie die bisher vorgetragenen: am Punkte der Erblichkeitsfrage muß, — und wir sind jetzt von den verschiedensten Seiten her zu dem gleichen Schluß gekommen — eine neue Methode einsetzen, das Vererbungsexperiment.

Da, wo rein statistische Untersuchungen vorliegen, wird der Schluß auf die Anwesenheit verschiedener Rassen in einem Individuengemenge auf das Auftreten zwei- oder mehrgipfeliger Variationskurven gestützt. Der Schluß kann auch richtig sein, er muß es aber nicht sein. In dem Werk über den Hering findet sich eine derartige Kurve, so wie sie aussehen würde, wenn man sie für die Variabilität der Wirbelzahl bei einem Gemisch von norwegischen und Weißenmeerheringen konstruierte (Fig. 36). Aus der Zweigipfeligkeit würde man auf die Anwesenheit verschiedener Rassen schließen. Wenn in dem vorliegenden Fall auch noch zahlreiche andere Eigenschaften berücksichtigt wurden, so liegt doch im Prinzip das gleiche vor, wie wenn nur diese Kurve betrachtet würde: Die Rassen

werden aus der Differenz der Mittelwerte, die sich bei genügender Größe als Zweigipfeligkeit ausdrückt, erkannt. Es kann keinem Zweifel unter-

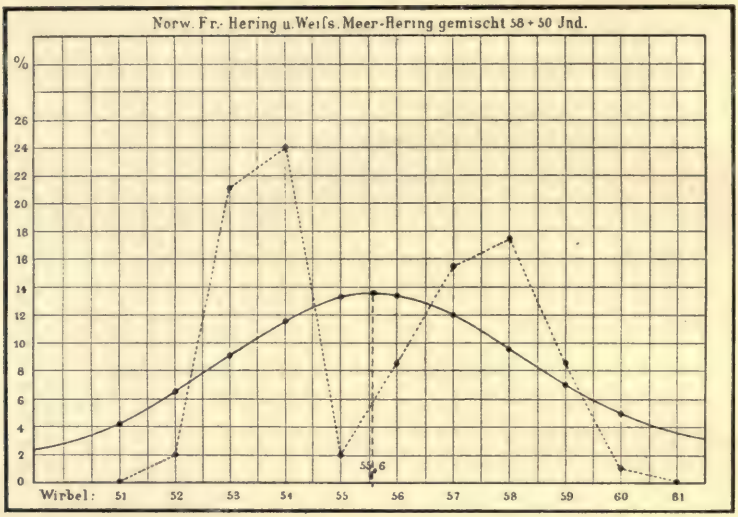


Fig. 36.

Die zweigipflige Kurve für die Wirbelzahl eines Gemisches von 58 norwegischen und 50 Weißmeerheringen (punktiert), verglichen mit einer idealen eingipfligen Kurve. Nach Heincke.

liegen, daß eine solche Diagnose das richtige treffen kann; den Beweis dafür aber bringt, wie de Vries und vor allem Johannsen scharf hervorheben, nur das Vererbungsexperiment. Ein Beispiel, in dem die Voraussetzung in der Tat bestätigt wurde, ist der bekannte Fall des Chrysanthemum segetum nach de Vries. Dieser Forscher erzog die gelbe Kornblume aus einem Samengemisch, das aus botanischen Gärten stammte und erhielt, wenn er die Zahl der Strahlenblüten betrachtete, die nebenstehend wiedergegebene zweigipfelige Kurve (Fig. 37) mit je einem Gipfel bei 13 und 21 Blüten.

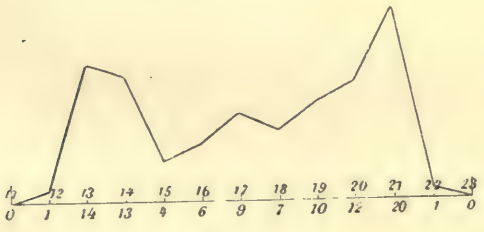


Fig. 37.

Kurve der Strahlenblütenzahl einer Population von Chrysanthemum segetum mit beigesetzten Frequenzzahlen. Nach De Vries.

Um nun zu beweisen, daß es sich hier um ein Gemenge von 2 erblichen Rassen handelt, wurden einmal sämtliche nicht 13strahlige Köpfchen vor ihrer Befruchtungsfähigkeit entfernt, das andere Mal sämtliche nicht 21strahlige und dann die Samen dieser Kurvengipfelindividuen geerntet und getrennt ausgesät. Jede Saat ergab dann eine eingipflige Kurve mit dem Gipfel bei 13 resp. 21 (Fig. 38) und diese Kurve blieb auch in weiteren Generationen konstant, d. h. die Existenz zweier verschiedener Rassen im Gemenge, die die Zweigipfligkeit bewirkt hatten, war erwiesen.

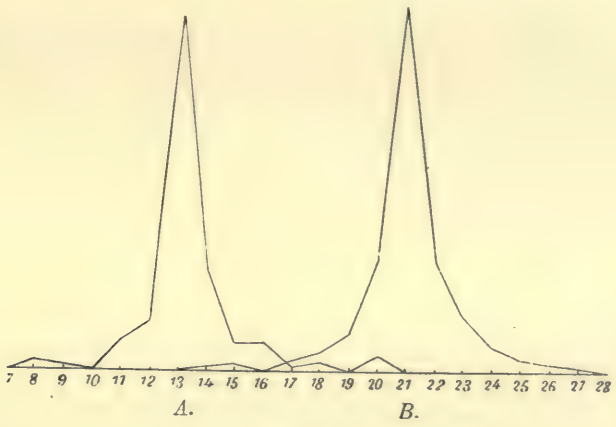


Fig. 38.
Die Auflösung der Kurve von Fig. 37 in zwei eingipflige Kurven entsprechend den Rassen *A* und *B*. Nach de Vries.

Um auch noch ein zoologisches Beispel anzuführen, so ergab sich ein entsprechendes Resultat aus den Untersuchungen von Jennings für Paramaecium. Nimmt man eine beliebige Kultur dieser Infusorien und mißt die Variabilität für Länge oder Breite, so kann man eine zweigipflige Kurve erhalten, wie sie nebenstehend für die Breite abgebildet ist (Fig. 39). Sie zeigt einen Gipfel bei 32 μ (genauer Mittelwert 33,4) und einen anderen bei 48 μ (genauer M = 48,9). Züchtet man nun die Glieder der beiden Kurvenbezirke getrennt, so erhält man eine Kultur mit kleinen Tieren und eine mit großen, die im Rahmen einer normalen fluktuierenden Variabilität konstant bleiben. In diesem Fall handelt

es sich also auch um ein Gemisch von zwei erblichen Rassen, bei denen man übrigens die kleinere, die aurelia-Form, auch an dem Besitz von zwei Nebenkernen, die große, die caudatum-Form durch einen Nebenkern unterscheiden kann. Diese beiden doppelgipfligen Kurven sind nun auch geeignet, uns eine bisher noch nicht besprochene Erscheinung zu illustrieren, nämlich die transgressive Variabilität. Zwei einander nahestehende Formen, Rassen, können sich in ihren Variationskurven überschneiden. Wenn man Exemplare der Paramaecien auswählte, die dem

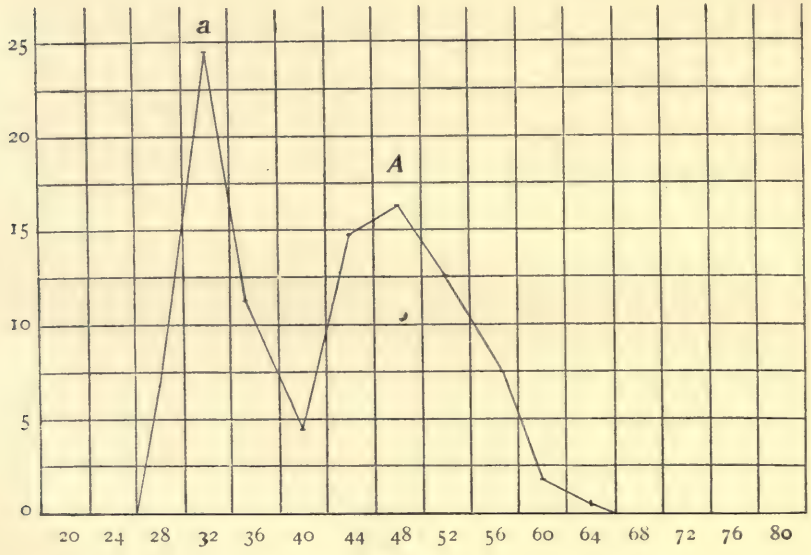


Fig. 39.
Zweigipflige Variationskurve für die Körperbreite einer Paramaecienpopulation, die Gipfel a und A den Formen aurelia und caudatum entsprechend. Nach Jennings.

Tal zwischen den beiden Kurvengipfeln angehören, so könnten sie ebenso gut dem einen wie dem anderen Typus, aurelia wie caudatum zuzuzählen sein. Denn das Variationsgebiet der beiden Typen überschneidet sich, ist transgressiv. Die Entscheidung, was vorliegt, kann nur erbracht werden, wenn das betreffende Stück isoliert fortgepflanzt wird. Also auch diese Erscheinung der Transgression deutet darauf hin, daß die wirkliche Analyse einer solchen Kurve nur durch das Vererbungsexperiment erbracht werden kann.

Immerhin hatte sich in diesen beiden Fällen der Schluß auf Rassenverschiedenheit, der durch bloße Betrachtung der zweigipfligen Kurve gezogen worden war, als richtig erwiesen. Wie sehr ein solcher Schluß aber irreführen könnte, wird sofort klar werden, wenn wir einige andere Beispiele solcher Kurven ins Auge fassen.

Nebenstehende Fig. 40 gibt uns eine Variationskurve, die erhalten wurde durch Messung einer Kollektion weiblicher Nonnen, Lymantria monacha, in Bezug auf die Länge ihrer Vorderflügel. Das Bild zeigt

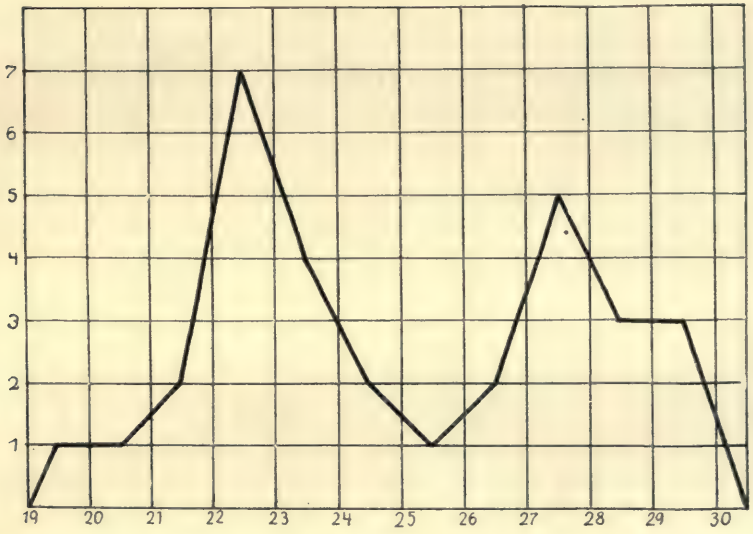


Fig. 40.
Zweigipflige Variationskurve für die Flügellänge einer Population von Lymantria monacha ♀.

eine typische zweigipflige Kurve. Es wäre aber ganz irrtümlich, daraus auf ein Gemenge von 2 Rassen oder in Bildung begriffenen Elementararten zu schließen. Ordnet man nämlich das untersuchte Material nach seiner Zugehörigkeit zu den beiden Gipfelbezirken und betrachtet dann seine Herkunft, so zeigt sich in diesem konkreten Fall, daß die Individuen um den kleinen Kurvengipfel vom Mittelwert 23 mm alle aus Puppen gezogen waren, die im Freien gesammelt worden waren und zwar in einer Gegend, in der der Nonnenfraß im Abklingen war.

Letzteres bedeutet aber, daß die Bedingungen für die Entwicklung der Schmetterlinge keine günstigen sind. Die großflügligen Individuen des zweiten Kurvengipfels mit 28 mm Gipfelgröße aber stammten sämtliche aus Puppen, die von den Eiern eines in guter Kultur gezüchteten Weibchens ebenfalls unter den günstigen Bedingungen einer gutgepflegten Zucht sich entwickelt hatten. Die typische Größendifferenz und die zweigipflige Kurve hat also ihre Ursache darin, daß ein Gemenge von Individuen aus verschiedenen Lebenslagen untersucht wurde, sie ist ein Ausdruck der Lebenslagevariation, was nur durch die biologische Kenntnis des Materials und nie durch mathematische Analyse der Kurve erkannt werden kann.

In genau der gleichen Weise hat sich ein anderer Fall aufgeklärt, der in der Geschichte der Variationsstatistik eine gewisse Rolle spielte, Weldons Entdeckung von zwei vermeintlichen, variationsstatistisch zu unterscheidenden Rassen des Taschenkrebses Carcinus maenas. Er fand nämlich für die Stirnbreite dieser Krabben in Neapel, ausgedrückt in Tausendsteln der Panzerlänge, eine ganz unsymmetrische Kurve, die sich nach Pearsons Berechnung als aus zwei eingipfligen Kurven zusammengesetzt erwies. Der eine Mittelwert, um den sich die Individuen gruppierten, lag bei 630 (Tausendsteln), der andere bei 654. Die biologische Betrachtung dieses Materials zeigte aber Giard, daß es sich durchaus nicht um den Dimorphismus zweier Rassen handelte. Er fand vielmehr, daß die dem niederen Kurvengipfel angehörigen schmalstirnigen Individuen sämtlich mit dem parasitischen Cirriped Sacculina oder der entoparasitischen Assel Portunion[1] behaftet waren. Die Doppelkurve war also der Ausdruck einer verschiedenen Lebenslage, indem die mit dem Parasiten behafteten Individuen in schlechterer Verfassung waren. Giard bemerkt dazu ganz richtig, daß die statistische Betrachtung nicht das Recht hat, das

[1] Es sei hier darauf hingewiesen, daß sich in die Besprechung dieses Falles in Johannsens »Elementen« ein kleines Versehen eingeschlichen hat, indem der Parasitismus einer Gregarine als Ursache angezogen wird. Giard betrachtet aber die Gregarine — ohne es übrigens zu beweisen — nur als Ursache der zweigipfligen Kurve, die von Bateson für die Scherenlänge von Forficula und die Hörner des Xylotrupes gefunden wurde.

biologisch-analytische Studium der registrierten Tatsachen zu vernachlässigen. Gerade bei Fällen der Behaftung mit Parasiten, speziell der Kastration durch Parasiten, hat man einen Dimorphismus feststellen können, der sogar mit dem Geschlechtsdimorphismus zusammenhängt, eine Frage, die in neuerer Zeit genaue Untersuchungen erfahren hat. Zu welchen Willkürlichkeiten auf solcher Basis ausgeführte Analysen führen, geht vielleicht am besten aus den Versuchen von Davenport, Blankinship, Vernon hervor, die systematische Einheit durch die

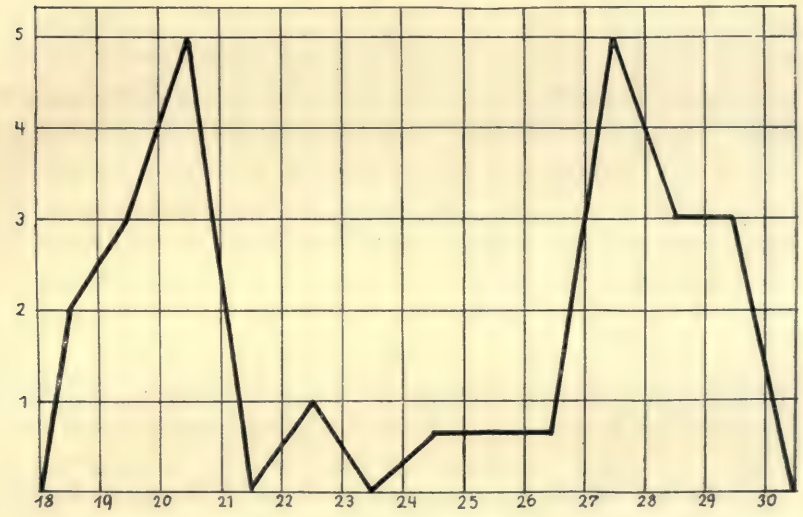


Fig. 41.
Zweigipflige Variationskurve für die Flügellänge einer Familie von Lymantria monacha ♂ und ♀.

Form der Variationskurve festzulegen. Liegt eine Kurve wie die eben genannte Weldonsche vor, die scheinbar eingipflig ist, aber in zwei aufgelöst werden kann, so haben wir den Beginn einer Artbildung vor uns. Sind 2 Gipfel vorhanden, das Tal zwischen ihnen aber unter 50% groß (oder nach Vernon 85%, der sogenannte Isolationsindex), dann liegen zwei distinkte Variationen vor, über 50 resp. 85% sind es aber Spezies. Bei vielen Gipfeln schließlich ist die Art im Zerfall in viele Elementararten begriffen. Die Kritik solcher Ausführungen ist durch das vorhergehende und folgende von selbst gegeben.

Die Bemerkung über die Beziehung der parasitären Kastration zum Geschlechtsdimorphismus führt dazu, darauf hinzuweisen, daß eine doppelgipflige Variationskurve auch durch Vernachlässigung eines geschlechtlichen Dimorphismus erhalten werden kann. In nebenstehender Figur 41 pag. 93 ist die Variationskurve wiedergegeben, die aus der Messung der Vorderflügellänge bei Nonnen erhalten wird, die sämtlich die Nachkommen eines Elternpaars sind. Die Kurve hat einen Gipfel bei 21 und einen anderen bei 28 mm. Die Betrachtung des Materials zeigt sofort, daß dem ersteren die kleineren Männchen, dem zweiten die größeren Weibchen entsprechen. Im allgemeinen wird allerdings ein falscher Schluß aus einer solchen Kurve nicht vorkommen, da ein Geschlechtsdimorphismus von vornherein in bestimmter Weise in Rechnung gesetzt wird, wie wir im nächsten Vortrag hören werden.

Eine andere Möglichkeit, die aber, besonders in noch nicht studierten Fällen, zu Irrtümern Anlaß geben könnte und auch gegeben hat, ist das Vorhandensein eines festen Dimorphismus. Ein und dieselbe Tierart oder Pflanze erscheint in zwei typisch verschiedenen Formen. Läßt sich diese Verschiedenheit in Zahlen ausdrücken, so muß natürlich bei statistischer Behandlung häufig eine zweigipflige Kurve entstehen und daraus könnte dann auf verschiedene Rassen geschlossen werden. Die Systematik, die ja bewußt oder unbewußt auch statistisch arbeitet, hat in der Tat diesen Fehler oft begangen. Ein bekanntes Beispiel bieten gewisse tropische Papilioniden, bei welchen prächtigen Schmetterlingen in einer und derselben Art mehrere verschiedene Sorten von Weibchen vorkommen, wie übrigens auch bei einigen wenigen einheimischen Formen. Die Systematik hat denn auch diese Formen sogar als verschiedene Spezies beschrieben, wie im Fall des Papilio memnon die Formen Achates, Agenor, und Laomedon. Erst das Zuchtexperiment zeigte, daß aus den Eiern einer Form auch alle anderen in bestimmter Weise entstehen können. Auch für das Pflanzenreich gibt es ganz entsprechende Verhältnisse und zwar besonders in Bezug auf gewisse anormale Zustände wie Fasciation (Bandform der Stengel) und Torsion oder Zwangsdrehung. De Vries konnte durch ausgedehnte Versuche zeigen, daß diese Abnormitäten erblich sind. Es besteht also bei den betreffenden Pflanzen z. B. Dipsacus sylvestris ein fester Dimorphismus, derart, daß ein

Teil der Individuen normal, ein anderer Teil tordiert ist. Wenn auch das Auftreten der Torsion von der Lebenslage abhängig ist und bei günstiger Lebenslage besonders auftritt, so ist es doch bei bestimmten Rassen erblich, und zwar werden sowohl die Nachkommen normaler als auch solche tordierter Individuen wieder von beiden Sorten sein, wie de Vries in 18jähriger Kultur zeigte. Sogar das prozentige Verhältnis konnte konstant gehalten werden, nämlich 60% normale, 40% tordierte[1].

Schließlich wäre noch ein Fall zu erwähnen, der bei nicht genügender biologischer Kontrolle des Materials zu irrtümlich interpretierten doppelgipfligen Kurven führen könnte, nämlich der, daß das untersuchte Material verschiedene Altersklassen enthielte. Im allgemeinen wird ein solcher Fehler natürlich nicht begangen werden, aber gerade bei Formen, bei denen die Altersbestimmung erschwert ist, könnten leicht solche Irrtümer entstehen, wenn es sich um Eigenschaften handelt, die zwar in verschiedenem Alter typisch verschiedene Mittelwerte haben, die aber nicht weit genug auseinander liegen, um bei Inspektion aufzufallen. Umstehende Kurve Fig. 42 diene als Beispiel eines konstruierten Falles. Sie wurde so erhalten, daß die Nasen-Steißlänge bei 200 jungen Fröschen gemessen wurde. Dies Material bestand aber aus je 100 Individuen, die in den Monaten Juni bis August gefangen waren, somit seit der Metamorphose 12—14 Monate alt waren, und je 100, die im März bis Mai gesammelt 22—24 Monate zählten. Die Kurvengipfel liegen in dem Fall nur um 4 mm auseinander. Wenn auch beim Frosch niemand auf die Idee käme, hieraus zwei Rassen zu konstruieren, so weiß jeder Systematiker, daß das bei weniger bekannten Organismen schon oft genug vorkam.

Die erwähnten Beispiele genügen wohl, um zu zeigen, wie in Erblichkeitsfragen die Betrachtung der Variationskurven allein nicht genügen kann. Und nun erinnere man sich an die obigen Mitteilungen über die Klebsschen Studien an Sedum, wo unter verschiedenen

[1] Wir berücksichtigen in diesem Fall wie auch bei dem des Papilio memnon nicht weiter, daß er dadurch sich von den anderen unterscheidet, daß der Dimorphismus ein solcher fester alternativer ist, daß eine zweigipflige Kurve sich wohl nie ergeben würde.

äußeren Bedingungen bei einem und demselben Objekt die allerverschiedensten Variationskurven, von halben bis zweigipfligen vorkommen, ohne daß ein Rassengemenge vorliegt. Mit all dem vorausgegangenen und leicht zu vermehrenden Material zusammen besagt das, daß die Überlegungen, von denen wir bei Betrachtung der zweigipfligen Kurven

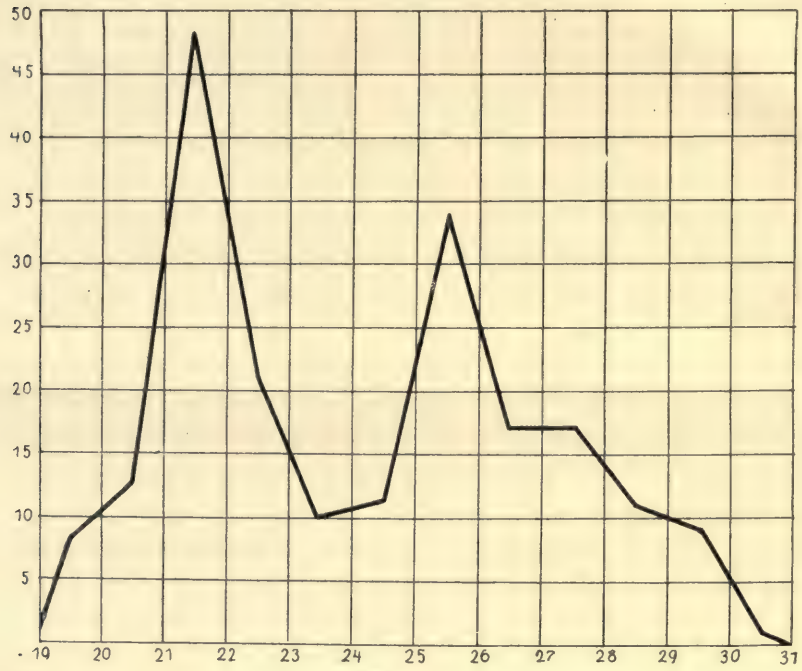


Fig. 42.
Zweigipflige Variationskurve für die Nasensteißlänge von 200 jungen Fröschen.

ausgingen, richtig waren: die Variationsstatistik muß trotz all der wichtigen Resultate, die sie zeitigt und trotz all der großen Bedeutung, die ihr für die Analyse des Materials zukommt, an einem Punkt versagen, bei der Erblichkeitsfrage: hier können nur die eigentlichen Methoden der Wissenschaft vom Leben weiterführen, die biologische Beobachtung und das biologische Experiment.

Fünfte Vorlesung.

Galtons Gesetz vom Rückschlag und Ahnenerbe.

Wenn wir im Vorhergehenden einerseits die große Bedeutung der statistischen Methoden für eine exakte Analyse des den Vererbungserscheinungen zugrunde liegenden Materials kennen gelernt haben, andererseits aber uns jenen hervorragenden Biologen anschließen mußten, die dieser Methode die Fähigkeit absprechen, ein rein biologisches Problem, wie es das Vererbungsproblem selbst ist, zu lösen, so dürfen wir es doch nicht unterlassen, den Versuch kennen zu lernen, der gemacht wurde, um auf rein statistischem Wege zur Erkenntnis von Vererbungsgesetzen zu gelangen. Denn dieser Versuch Francis Galtons ist nicht nur durch die Genialität seiner Konzeption bedeutungsvoll, sondern ist auch der Ausgangspunkt für eine ganze wissenschaftliche Disziplin, die Biometrik, geworden, die, auch wenn sie sich wohl in ihrem Ausgangspunkt als irrig erweist, stets ihre wichtige Stellung in der Geschichte der modernen Biologie einnehmen wird. Galton ging von der Überzeugung aus, daß das Studium der Erblichkeit sich auf die Analyse einer Vielheit von Individuen gleichen Schlages, auf eine Population gründen müsse. Um eine solche als eine Einheit zu behandeln, gibt aber die Variationsstatistik das nötige Instrument an die Hand. Denn sie läßt einerseits die Gesamtheit der Individuen gemeinsam betrachten, während sie gleichzeitig die Stellung eines jeden einzelnen Individuums in Bezug auf seine Eigenschaften innerhalb der Gesamtheit berücksichtigt. Dieses Vorgehen erweist sich deshalb als nötig, weil die Kinder eines Elternpaares, obwohl sie doch das gleiche an Erbmitgift erhalten haben, meist so sehr von einander verschieden sind, daß nur die Betrachtung einer großen Anzahl von Nachkommen gleichartiger Eltern einen Einblick in eine etwaige Gesetzmäßigkeit im Verhalten von Eltern zu Kindern gewähren kann. Es handelt sich also darum, auf statistischem

Wege eine Eltern- und eine Nachkommengeneration in ihren Eigenschaften zu vergleichen, um dadurch zu erkennen, in welcher Weise die Qualitäten vererbt werden. Um das Problem in Angriff nehmen zu können, mußte nun zunächst eine Vorfrage gelöst werden. Jedes Tochterindividuum entsteht bei zweigeschlechtiger Fortpflanzung mit geschlechtlich getrennten Individuen resp. nicht selbstbefruchtenden Zwittern aus der Vereinigung der Eigenschaften zweier Eltern. Sollen also Qualitäten des Tochterindividuums mit solchen der Eltern verglichen werden, so müssen sie auf die beiden Eltern bezogen werden. Es wäre aber verfehlt, dann als Vergleichsobjekt den Durchschnittswert der Eigenschaften der beiden Eltern zu benutzen. Denn die beiden Geschlechter sind ja typisch von einander verschieden, indem etwa der Mann stärker, größer, weniger erregbar ist, und diese Verschiedenheiten treten bei den Nachkommen je nach dem Geschlecht wieder auf. Um also stets vergleichbare Werte zu bekommen, muß man sie alle auf ein Geschlecht beziehen, also z. B. vorher sämtliche weiblichen Werte in männliche umrechnen. Wenn sich also etwa für die Größe des Menschen auf statistischem Wege feststellen läßt, daß im Durchschnitt (in England) die Männer 1,08mal so groß sind als die Frauen, so muß also, um einwandfreie Zahlen zu erhalten, jeder weibliche Größenwert für die beabsichtigte Untersuchung durch Multiplikation mit 1,08 in einen männlichen verwandelt werden. Um die Erblichkeit der Größe von Eltern auf Kinder zu bestimmen, muß daher das Maß der Kinder bezogen werden auf das Elternmittel, d. h. auf Größe des Vaters + 1,08 mal die Größe der Mutter, die Summe dividiert durch 2.

Um nun mittels dieser Methode zu Resultaten zu gelangen, mußte ein Material gewählt werden, das leicht eine genügende Zahl von Einzeldaten ergibt, das in normaler Lebenslage aufgewachsen war, dessen Charaktere möglichst unabhängig von der natürlichen Zuchtwahl und gut meßbar sind, sowie konstant bei dem einzelnen Individuum. Diese Bedingungen schienen Galton bei zwei Untersuchungsreihen erfüllt, die er ausführte; sie beziehen sich auf die Samengröße der spanischen Wicke (sweet pea), Lathyrus odoratus, wie auf verschiedene Eigenschaften des Menschen. Betrachten wir zunächst letzteren Fall und

zwar nur eine der von Galton gemessenen Eigenschaften, die Körpergröße. Sein Material erhielt der englische Forscher durch Aussetzung eines Preises für die besten Familienakte, in denen die gewünschten Daten für möglichst viel Generationen und Individuen enthalten sein mußten. So konnte er 150 Familienakte sammeln, deren jeder natürlich über eine große Zahl von Personen Auskunft gab. Für die zu besprechende Reihe der Körpergröße wurden 205 Elternpaare mit 930 zugehörigen erwachsenen Kindern beider Geschlechter benutzt.

Die Körpergröße schien Galton aus den verschiedensten Gründen ein besonders geeignetes Material. Sie ist in mittlerem Lebensalter konstant, sie übt keinen bemerkenswerten Einfluß auf die Sterblichkeit, sie ist durch die Kombination von mehr als 100 selbständig variabeln Teilen, Knochen, Bändern, Muskeln usw. bedingt. Da diese für das Gesamtresultat etwa dieselbe Bedeutung haben, wie eine entsprechende Zahl von Nägeln in dem früher geschilderten Zufallsapparat, so ist ihre große Zahl die Hauptursache für die große Regelmäßigkeit der Variationskurve der Körpergröße. Sodann spielt die Auswahl nach der Körpergröße bei der Heirat keine merkliche Rolle, wie sich aus den Zahlen berechnen ließ, und allein schon daraus hervorgeht, daß auf 27 Paare gleicher Größe 32 ungleicher kamen. Nun ist für die weitere Betrachtung noch eine Vorfrage zu lösen: sie kann nur einwandfrei sein, wenn für die Größe der Nachkommenschaft das Elternmittel maßgebend ist und nicht etwa die absolute Größe der Eltern. Ist das richtig, so müssen die Durchschnittszahlen für die Größe aller Kinder von Eltern gleichen Mittels dieselben sein, ob jetzt die Eltern ungleich oder gleich groß seien. Die Berechnung ergab, daß dies in der Tat gleichgiltig ist bei Zugrundelegung der Zahlen von 525 Kindern, sodaß also alle Nachkommenzahlen auf das Elternmittel bezogen werden können.

Die Zahlen nun, die aus 928 Nachkommen von 205 Elternmitteln erhalten wurden, sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben, in der die Elternmittel nach Gruppen zwischen 64,5 und 72,5 Zoll mit 1 Zoll Klassenspielraum eingeteilt sind, und auf jedes Elternmittel die Zahl

der Kinder eingeteilt nach ihrer Größe in horizontalen Reihen bezogen ist:

Eltern-mittel in Zoll	Größe der Kinder														Summe	M
	unter 62,2	62,2	63,2	64,2	65,2	66,2	67,2	68,2	69,2	70,2	71,2	72,2	73,2	über 73,2		
über 72,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	—	4	—
72,5	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	2	7	2	4	19	72,2
71,5	—	—	—	—	1	3	4	3	5	10	4	9	2	2	43	69,9
70,5	1	—	1	—	1	1	3	12	18	14	7	4	3	3	68	69,5
69,5	—	—	1	16	4	17	27	20	33	25	20	11	4	5	183	68,9
68,5	1	—	7	11	16	25	31	34	48	21	18	4	3	—	219	68,2
67,5	—	3	5	14	15	36	38	28	38	19	11	4	—	—	211	67,6
66,5	—	3	3	5	2	17	17	14	13	4	—	—	—	—	78	67,2
65,5	1	—	9	5	7	11	11	7	7	5	2	1	—	—	66	66,7
64,5	1	1	4	4	1	5	5	—	2	—	—	—	—	—	23	65,8
unter 64,5	1	—	2	4	1	2	2	1	1	—	—	—	—	—	14	—
Summe	5	7	32	59	48	117	138	120	167	99	64	41	17	14	928	—
M	—	—	66,3	67,8	67,9	67,7	67,9	68,3	68,5	69,0	69,0	70,0	—	—	—	—

Ziehen wir aber aus dieser Tabelle das Gesamtresultat über die Größenbeziehung von Elternmitteln zu den zugeordneten Kindermitteln (letzte Spalte), so ergibt sich die Reihe:

Elternmittel:	64,5	65,5	66,5	67,5	68,5	69,5	70,5	71,5	72,5
Nachkommengröße:	65,8	66,7	67,2	67,6	68,2	68,9	69,5	69,9	72,2

Eine nähere Betrachtung dieser Zahlen zeigt nun schon auf den ersten Blick, daß die Mittel der Nachkommenschaft mehr nach dem Mittelwert der ganzen Population, der bei 68,5 liegt, verschoben erscheinen oder mit anderen Worten, daß Nachkommen von Eltern, die starke Minus- oder Plusabweicher sind, wieder mehr zum Mittel der Population zurückkehren. Wenn dieser Rückschlag ein typischer ist, so muß aus der Feststellung seines Maßes hervorgehen, wieviel die Kinder von der Abweichung der Eltern vom Mittelwert, also einer ihrer charakteristischen Eigenschaften, nicht geerbt haben, damit aber auch, wieviel sie geerbt haben. Es wäre also die Erblichkeit einer Eigenschaft zahlenmäßig festgestellt. Die Berechnung führt Galton in folgender Weise graphisch aus: In nebenstehender Figur 43 sind genau wie in obiger Tabelle in der vertikalen Kolumne die Elternmittel abgetragen, und durch die punktierten horizontalen Linien wiedergegeben. Hori-

zontal finden sich dann die Mittel der Kinder und zwar ist auf jeder Elternmittellinie die Lage des zugeordneten Kindermittels durch einen dicken Punkt angegeben. Der oberste Punkt besagt also, daß zu dem Elternmittel 72,5 das Kindermittel 72,2 gehört. Man sieht, daß also das Verhältnis von Eltern zu Kindern als Korrelation behandelt wird und wir lernen hier somit zugleich einen graphischen Ausdruck für die Korrelation kennen. Die Linie *CD* verbindet nun diese Punkte, so gut es möglich ist. Zieht man nun die Diagonale *AB*, so ist das die Linie, die alle Punkte verbindet, in denen sich die Lote schneiden, die auf gleichen horizontalen und vertikalen Zahlen z. B. 68 errichtet werden. Würden also die Kinder genau dieselben Mittel zeigen, wie die zugehörigen Elternmittel, dann wäre ihr Verhalten graphisch durch die Linie *AB* ausgedrückt. Ihr abweichendes Verhalten wird also durch den Verlauf der Linie *CD* wiedergegeben. Diese Linie schneidet aber die andere ungefähr bei 68 Zoll, also etwa in der Gegend des Mittels der Population (68,5) was somit besagt, daß nur die Nachkommen mittelmäßiger Eltern diesen gleichen. Das Verhältnis der Abweichungen der Eltern vom Mittel zu dem der Kinder ist nun in dieser Darstellung gegeben durch das Verhältnis *EA* zu *EC*. Dies Verhältnis ist aber genau das gleiche für jede mögliche Elterngröße, da ja nach einem Satz der elementaren Geometrie alle Parallelen zu *ECA* in gleicher Proportion durch *FE*, *CD* und *AB* zerschnitten werden. Diese Proportion *EC* : *EA* ist aber 2 : 3. Das heißt aber, jeder Sohn ist im Durchschnitt nur $^2/_3$ so abweichend vom Mittelwert, als seine Eltern oder mit anderen Worten, er erbt von seinen Eltern $^2/_3$ vom Wert der betreffenden Eigenschaft, der Körpergröße, um $^1/_3$ aber findet ein Rückschlag zum Mittel der Population statt. Die gleiche Zahl findet man natürlich durch direkte Berechnung, wenn

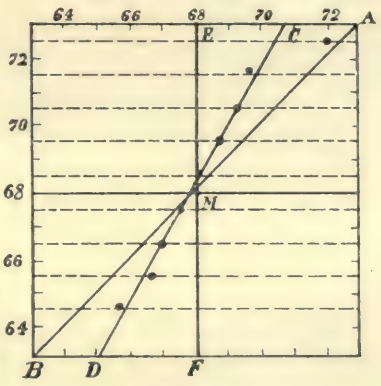


Fig. 43.
Die graphische Berechnung des Rückschlags nach Galton.

man das Verhältnis jeder Nachkommenabweichung vom Mittelwert zu der Elternabweichung feststellt und von sämtlichen das Mittel nimmt, die Erblichkeitsziffer $^2/_3$.

Der zweite Versuch, bei einem anderen Objekt eine ähnliche Gesetzmäßigkeit festzustellen, bezog sich auf die Samengröße von Lathyrus. Es wurden 7 Gruppen von je 10 Samen genau des gleichen Gewichts hergestellt, die Gruppen von verschiedener Schwere. (Samengröße und Gewicht fanden sich völlig proportional). Die 7 Sätze wurden dicht nebeneinander auf einzelnen Beeten unter gleichgünstigen Bedingungen ausgesät und der Versuch gleichzeitig an mehreren Lokalitäten in gleicher Weise ausgeführt. Die Samen all dieser Mutterpflanzen wurden wieder gemessen und konnten dann auf die betreffenden Eltern bezogen werden. Die folgende Tabelle gibt das Resultat, die Maße in Hundertstel Zoll, die Individuenzahlen in Prozenten:

Durchmesser der Muttersamen	Durchmesser der Tochtersamen							M der Tochtersamen
	unter 15	15	16	17	18	19	20	über 21	
21	22	8	10	18	21	13	6	2	17,5
20	23	10	12	17	20	13	3	2	17,3
19	35	16	12	13	11	10	2	1	16,0
18	34	12	13	17	16	6	2	—	16,3
17	37	16	13	16	13	4	1	—	15,6
16	34	15	18	16	13	3	1	—	16,0
15	46	14	9	11	14	4	2	—	15,3

Daraus erhalten wir wieder das Endresultat:

Größe der Muttersamen: 15 16 17 18 19 20 20
Mittlere Größe der Nachkommen: 15,3 16,0 15,6 16,3 16,0 17,3 17,5.

Daraus läßt sich die Erblichkeitsziffer wieder berechnen, die in diesem Fall kleiner ist, nur $^1/_3$ beträgt, während $^2/_3$ Rückschlag stattfindet. Galton, Pearson, Johannsen haben diesen Rückschlag für verschiedene andere Fälle berechnet und kommen zu ähnlichen Zahlen, wenn sich auch Galtons Erwartung, daß die Erbziffer für viele Fälle eine Konstante sein möchte, nicht erfüllte. Zunächst muß nun gefragt werden, wodurch die Erscheinung des Rückschlags bedingt wird, und darauf gibt Galton eine sehr einfache Antwort. Es ist ja Tatsache, daß die Mehrzahl der Eltern dem Mittelmaß angehören, die

extremen Abweicher aber selten sind, und daher hat ein besonders abweichendes Kind am wahrscheinlichsten weniger abweichende Eltern gehabt. Nun ist ein Individuum nicht nur das Produkt seiner Eltern, sondern auch seiner sämtlichen Ahnen und schon in der 10. Generation hat es ja 1024 Ureltern. Es ist nun kein Grund vorhanden, anderes anzunehmen, als daß eine solche Zahl von Ahnen sich auch zu der typischen Variationsreihe der Art gruppieren, also insgesamt den typischen Mittelwert der Population darstellen. Diese Last des Ahnenmittels ist es also, die den Typus von dem direkten Erbe der Eltern zurückzieht, sich ihm als Rückschlag anhängt. Das Mittelmaß der Ahnen hindert auf der einen Seite die Nachkommen besonderer Menschen, sich auch soweit vom Durchschnitt zu entfernen, läßt auf der anderen Seite die Nachkommen degenerierter Eltern „dem Los entgehen, die ganze Bürde des väterlichen Übels tragen zu müssen" (Pearson).

Diese Betrachtung führt aber dazu, festzustellen, welches das Ahnenerbe ist, das jeder der Vorfahren dem Individuum überliefert. Wir haben gesehen, daß in dem Fall der Größe des Menschen $^2/_3$ der Abweichung des Elternmittels vom Mittel der Population auf die Nachkommen vererbt werden. Nennen wir jene Abweichung D, so ist die Abweichung der Nachkommen $^2/_3\ D$. Nach der gleichen Voraussetzung muß aber das Großelternmittel wieder um $^1/_3$ größer gewesen sein als D, das Urgroßelternmittel wieder um $^1/_3$, also $^1/_9\ D$ größer als jenes und so fort. Die Gesamtheit der für das Individuum in Betracht kommenden Vorfahrenabweichungen ist also $D\ (1 + {}^1/_3 + {}^1/_9 + ..)$ $= D\ {}^3/_2$.

Nun ist die tatsächliche Abweichung des Individuums $^2/_3\ D$, der gesamte Erbbeitrag seiner Ahnen beläuft sich auf $^3/_2\ D$, es kann also jeder Ahne nicht seine ganze Besonderheit beigetragen haben. Wird angenommen, daß der Anteil einer jeden Vorfahrengeneration um den gleichen Teil verkürzt wurde, so muß dies geschehen sein um $^2/_3 : {}^3/_2 = {}^4/_9$. Für den gleichen Wert läßt sich durch eine andere Überlegung die Zahl $^6/_{11}$ finden und das Mittel aus diesen beiden Berechnungen beträgt genau $^1/_2$. Es ist also anzunehmen, daß zu der Gesamtabweichung des Individuums vom Rassenmittel, seinem Ahnenerbe, das Elternmittel die Hälfte beiträgt, die andere Hälfte von allen übrigen

Ahnen geliefert wird, also $^1/_4$ vom Großelternmittel, $^1/_8$ von den Urgroßeltern usw. Von jedem der einzelnen Eltern und Vorfahren natürlich die Hälfte dieser Werte. Dieses Galtonsche Gesetz des Ahnenerbes läßt sich am einfachsten in nebenstehend abgebildeter graphischer Darstellung fassen (Fig. 44). Die Fläche des Quadrats stellt die Ge-

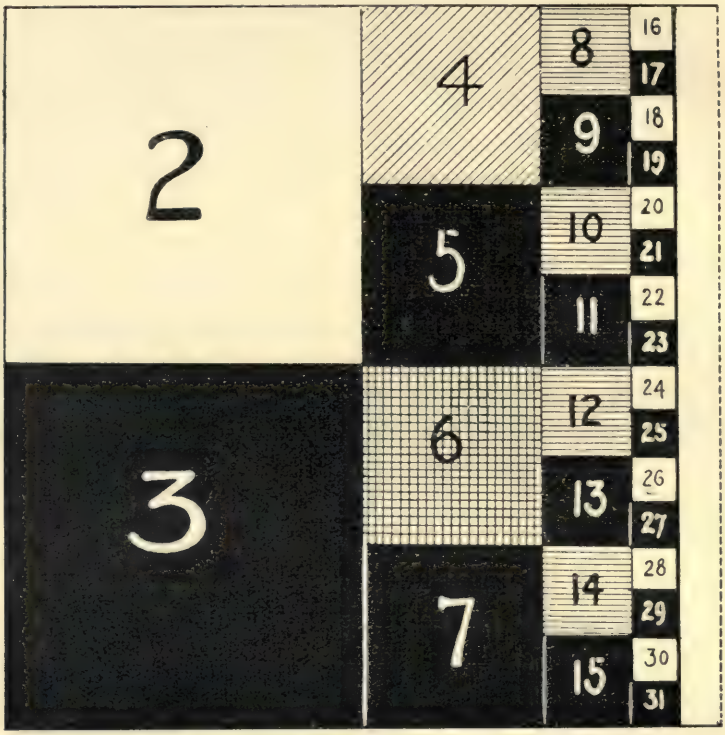


Fig. 44.
Graphische Darstellung des Gesetzes vom Ahnenerbe. Erklärung im Text. Nach Galton aus Thomson.

samterbschaft dar, die einem Individuum von seinen Vorfahren in Bezug auf eine bestimmte Eigenschaft überliefert wird. Die Größe der kleinen Quadrate, in die das große Quadrat geteilt ist, gibt das Maß des Erbanteils wieder, den die verschiedenen Ahnen beitragen. Jede senkrechte Reihe von Quadraten, an deren Spitze die Quadratzahlen von 2 stehen (2, 4, 8, 16 usw.) entspricht einer Ahnengeneration, also die erste

Reihe den Eltern, die zweite den Großeltern usw. Die Zahl der betreffenden Vorfahren ist dann natürlich durch die Zahl der vertikalen Quadrate gegeben, also 2 Eltern, 4 Großeltern, 8 Urgroßeltern. Indem das Individuum, dessen Ahnenerbe dargestellt ist, mit 1 bezeichnet wird und alle Quadrate fortlaufend numeriert sind, trägt jeder männliche Vorfahre eine gerade, jeder weibliche eine ungerade Zahl. Es hat somit für jedes beliebige Individuum des Stammes mit der Nummer n der Vater die Nummer $2n$, die Mutter die Nummer $2n + 1$. Die Ahnenquadrate sind nur für 4 Generationen eingetragen, alle vorhergehenden tragen sichtlich das weißgebliebene Sechzehntel bei.

Dieses auf mehr theoretischem Weg erschlossene Gesetz suchte nun Galton auch durch kontrollierbare Tatsachen zu beweisen und benutzte die dazu von einem Züchterklub geführten Stammbäume einer Dachshundzucht. Diese werden in zwei Rassen gezogen, von denen die eine weiß und gelbbraun gefleckt ist, wozu bei der anderen noch schwarz hinzukommt. Er konnte dann aus den Stammbäumen entnehmen, ob und wie viele Vorfahren in 4 Generationen für ein jedes Individuum zwei- oder dreifarbig waren. Unter Zugrundelegung der Annahme, daß auch für diesen Fall die gleichen Zahlengesetze für das Ahnenerbe gelten und unter Einführung der aus den Zuchtzahlen sich ergebenden notwendigen Korrekturen wurden dann aus dem bekannten Verhalten der Vorfahren in Bezug auf Farbe berechnet, wie groß die Zahl ihrer Nachkommen mit Zwei- resp. Dreifarbigkeit theoretisch sein müsse. Die errechnete Zahl für Dreifarbigkeit war dann im Ganzen 571 Nachkommen, die wirkliche Zahl 568, also eine ganz genaue Übereinstimmung; Galton betrachtet somit sein Gesetz auch für im konkreten Fall bewiesen.

Die nun besprochenen Entdeckungen Galtons sind zum Ausgangspunkt einer ganzen Richtung der Biologie geworden, die von der Überzeugung ausgeht, daß diese Wissenschaft erst dann ein den exakten Naturwissenschaften ebenbürtiges Niveau einnehmen wird, wenn sie ebenso mit meßbaren Größen arbeitet, deren Verwertung für biologische Probleme auf dem Wege der Statistik geschehen muß. Speziell in Bezug auf das Gesetz vom Rückschlag und vom Ahnenerbe, sagt Pearson direkt: „Es ist höchstwahrscheinlich, daß es das einfache deskriptive

Gesetz ist, durch das all die zerstreuten Strahlen des Erbeinflusses in einem Brennpunkt vereinigt werden. Wenn Entwicklung in Darwinschem Sinn durch natürliche Zuchtwahl und Vererbung bedingt ist, dann muß das einfache Gesetz, das das ganze Gebiet der Erblichkeit umfaßt, sich für den Biologen als ebenso epochemachend erweisen, als das Gravitationsgesetz für den Astronomen." Galtons Nachfolger, an ihrer Spitze Pearson, haben denn auch eine Fülle von Arbeit darauf verwandt, jene Gesetze mathematisch auszubauen und statistisches Material zu ihrer weiteren Begründung beizubringen, zu dessen exakter Betrachtung besondere Methoden entwickelt wurden. Speziell in England und Amerika war die biometrische Schule zu hoher Blüte gelangt und es schien schon, daß von hier aus eine Reformation unserer Wissenschaft beginnen sollte. Von welcher Tragweite die so gewonnenen Resultate sein könnten, wenn sie richtig sind, geht vielleicht am klarsten aus ihrer Anwendung auf die menschliche Gesellschaft hervor. Galton, der ja auch als der Vater der modernen Rassenhygiene zu betrachten ist, wies schon darauf hin, wie aus dem Rückschlagsgesetz folgt, daß einerseits ganz hervorragende Menschen keine Aussicht haben, ebenso hervorragende Nachkommenschaft zu erzeugen, andererseits auch die Degeneriertesten keine gleich schlechten Kinder haben werden. Andererseits aber, folgert Pearson, können hervorragende Familien durch sorgfältige Heiratsauswahl schon in wenigen Generationen einen hervorragenden Stamm bilden, sodaß Vermählungsauswahl geradezu zu einer moralischen Pflicht für die hochstehenden Menschen wird. Auf der anderen Seite können aber auch die minderwertigsten Elemente, die der Schlamm der Großstadt birgt, einen festen Stamm bilden, der durch keinen Wechsel der Umgebung gebessert werden kann, nur durch Mischung mit besserem Blut. Das ist aber nicht erstrebenswert, vielmehr sollten jene Elemente möglichst an der Fortpflanzung gehindert werden. Das sind aber die Grundideen der so viel besprochenen Rassenbiologie, die sich aus Galtons Gesetzen herleiten, Gesetze, die wie gesagt, auf weite Gebiete der Forschung die größte Wirkung zu üben begonnen hatten. Da trat vor wenigen Jahren der entscheidende Umschwung ein. Die hohe Wertschätzung, die sich das biologische Experiment auch für die Abstammungsfragen zu erringen begann und vor allem die

Wiederentdeckung der Mendelschen Bastardierungsregeln war es, die zu einer kritischen Betrachtung der statistischen Gesetze führte. Und da waren es gerade Forscher, die von der biometrischen Schule ausgegangen waren, die nun zu der Überzeugung kamen, daß jener Weg ein prinzipiell falscher ist, indem er nur zur Entdeckung statistischer Gesetzmäßigkeiten führt, die mit den biologischen Gesetzen nichts zu tun haben. Und so sehen wir, daß heute gerade die Biologen, die die moderne Genetik am weitesten gefördert haben, in bewußtem Gegensatz zur Biometrik stehen, ein Kampf, von dem wir allerdings in Deutschland, wo die Biometrik nur ganz vereinzelt Fuß gefaßt hat, weniger merken. Bateson und Johannsen, die Führer dieser biologischen Bewegung auf zoologischem und botanischem Gebiet, haben dieser ihrer Überzeugung in recht scharfen Worten folgendermaßen Ausdruck gegeben: „Wir Biologen fühlen nur zu oft unsere Schwäche, wenn es darauf ankommt, die Zahlengesetze auszufinden, welche hinter der bunten Mannigfaltigkeit der Variationsreihen liegen, und dies nicht weniger, wenn wir die modernen physikalisch-chemischen Theorien und Formeln auf das oft so fein regulierte Spiel des Stoffwechsels und der Wachstumsvorgänge anwenden sollen. In aller Schwäche ist es aber unsere Stärke, daß wir klar erkennen, wie ungeheuer kompliziert die lebenden Objekte sind, deren Tätigkeiten und Verhalten wir studieren. Wir verlaufen uns nicht, wenn wir unterlassen, die scharf geschliffene mathematische Logik an ein Beobachtungsmaterial anzuwenden, welches noch nicht genügend biologisch gesichtet und sondiert ist, um einer solchen strengen Behandlung unterworfen zu werden. Die Biologie hat in vielen Punkten mehr als genug zu tun mit der Herbeischaffung guter, ich möchte sagen „reiner" Prämissen, sicherer Tatsachen klarer Art, für mathematische Behandlung geeignet. Und hier haben wir wohl den schärfsten Blick, nicht die Mathematiker. Ohne die Hilfe der Mathematik werden wir aber keinen Überblick gewinnen können; wir haben den Mathematikern hier sehr viel zu verdanken.

Doch weder kann noch will ich solchen Mathematikern Folge leisten, die auf der Basis eines Materials, welches biologisch gesehen nicht als einheitlich aufzufassen ist, Formeln entwickeln, deren Tragweite sehr umfassend scheint, deren biologischer Wert aber Null oder gar negativ

sein kann ... Kurz gesagt ist meine Meinung die: Wir müssen die Erblichkeitslehre mit Mathematik, nicht aber als Mathematik treiben" (Johannsen).

Bateson aber drückt das Gleiche noch viel schärfer aus, natürlich mit alleinigem Bezug auf die Galton-Pearsonsche ausschließlich statistische Methode des Erblichkeitsstudiums: „Von den sogenannten Erblichkeitsstudien, wie sie im weiteren Verfolg von Galtons nicht-analytischer Methode und unter Führung Pearsons und der englischen biometrischen Schule ausgeführt wurden, zu sprechen, ist jetzt kaum mehr nötig. Daß derartige Studien schließlich zum weiteren Ausbau der statistischen Theorie ganz gut dienen mögen, kann nicht geleugnet werden. Aber in ihrer Anwendung auf die Probleme der Erblichkeit lief die ganze Arbeit schließlich nur auf eine Verschleierung der Dinge, die sie offensichtlich enthüllen sollte, hinaus. Nur eine oberflächliche Kenntnis der Naturgeschichte der Erblichkeit und Variation mußte schon genügen, um Zweifel an der Grundlage dieser fleißigen Untersuchungen entstehen zu lassen. Denen, die in späterer Zeit einmal sich mit dem Studium dieser Episode in der Geschichte der biologischen Wissenschaften beschäftigen werden, wird es unbegreiflich erscheinen, daß ein auf so ungesunder Grundlage aufgebautes Werk so respektvoll von der gelehrten Welt aufgenommen wurde." Ein hartes Urteil, das aber, durch den Hinweis auf die große Bedeutung der statistischen Methode für die Analyse des Materials gemildert, dem Biologen berechtigt erscheinen muß. Zum Teil wird uns das erst klar werden können, wenn wir die Erscheinungen der Mendelschen Vererbung kennen gelernt haben werden. Aber auch ohnedies erscheint dem Biologen ein Grundgesetz der Biologie schwer begreiflich, das in keiner Weise sich physiologisch fassen läßt; und so kann man Darbishire nicht böse sein, wenn er die grundsätzliche Differenz zwischen einem statistischen und einem biologischen Gesetz in folgender Weise klarlegt: Es gibt einen alten Familienscherz, der lautet: „Warum fressen weiße Schafe mehr als schwarze?" mit der Antwort: „Weil es ihrer mehr gibt." Wer einem anderen den Scherz aufgibt, sagt nicht dazu, daß er die einzelnen weißen und schwarzen Schafe im Auge hat, der Gefragte ist aber stets davon überzeugt. Ist er ein Biologe, dann sucht

er wohl nach einer physiologischen Erklärung, muß dann aber aus der Antwort erfahren, daß von dem Futter die Rede ist, das die Gesamtsumme aller weißen resp. schwarzen Schafe verzehrt. Wäre der Unterschied zwischen einer Massenregel und einer Einzelregel, der die Pointe des Scherzes bildet, allgemeiner bekannt, dann könnte keine solche Verwirrung unter den Biologen herrschen, die sie den Unterschied zwischen einem physiologischen, auf Individuen bezüglichen Gesetz, wie etwa die Mendelschen Regeln, und einem Massengesetz, wie es das vom Ahnenerbe ist, nicht erkennen läßt. „Man sollte allen, die sich mit Erblichkeitsfragen befassen wollen, den Scherz aufgeben; und wenn sie nicht die darin verborgene Falle bemerken, sollte man sie für ihr Vorhaben untauglich erklären".

Es hat in neuerer Zeit allerdings auch nicht an Versuchen gefehlt, Galtons Gesetz mit den modernen mendelistischen Resultaten in Übereinstimmung zu bringen. Yule, Thomson, Lock, Correns, Przibram, Weinberg haben sich auf den Standpunkt gestellt, daß dies möglich ist. Allerdings verschwindet auch dann für das Gesetz des Ahnenerbes die Bedeutung eines biologischen Gesetzes. Das einzige, was sich zeigen läßt, ist, daß es als statistische Konsequenz Mendelscher Zahlenverhältnisse aufgefaßt werden kann, wenn in einer gemischten Population, die durcheinander sich vermehrt, Durchschnittswerte betrachtet werden. Eine solche statistische Konsequenz wirklicher Gesetze, wie der Mendelschen, hat dann natürlich keine weitere biologische Bedeutung.

Wie gesagt, hat all diese scharfe Kritik erst mit dem Neuerwachen des Mendelismus eingesetzt. Aber auch ohne seine Kenntnis läßt sich eine kritische Betrachtung jener Gesetzmäßigkeiten durchführen, wenn wir ihre wichtigste Folgerung, ihre Anwendung auf die Zuchtwahl, ins Auge fassen. Wir werden dabei eines der interessantesten Resultate der neueren Vererbungswissenschaft kennen lernen.

Sechste Vorlesung.

Statistische und biologische Gesetze. Johannsens Prinzip der reinen Linien. Die Selektion.

Es ist klar, daß den von Galton beschriebenen Gesetzmäßigkeiten die größte Bedeutung zukommen muß; denn falls sie wirklich solche sind, wäre damit die Frage der Erblichkeit auf die denkbar beste Grundlage gestellt, auf die sichere Basis eines Zahlengesetzes. Die Genetik wäre, wie Pearson sagt, zu einer exakten Wissenschaft aufgerückt. Und andererseits wäre damit auch die neuschaffende Wirkung der Zuchtwahl im Darwinschen Sinne erwiesen. Die Ausgangsgeneration zeigte ja ihre typische Variationskurve, d. h. die ideale Form der betreffenden Organismen in der betrachteten Eigenschaft z. B. Körperlänge, war, wie immer, nicht rein verwirklicht, sondern es gruppierten sich um den idealen Typus, d. h. den Mittelwert, die mehr oder minder zahlreichen Abweichungen in binomialer Verteilung. Wenn nun bei Auswahl eines Plus- oder Minusabweichers dessen vom Typus abweichender Charakter vererbt wird (oder zum Teil nach Maßgabe der Erbzahl vererbt wird), so wird damit der Typus nach der betreffenden Seite der Kurve verschoben. Gleiche äußere Bedingungen vorausgesetzt, muß nun auch in dieser Nachkommenserie die gleiche Variabilität auftreten d. h. um den neuen durch Selektion erhaltenen Typus werden sich die Abweichungen wiederum binomial gruppieren. Pearson berechnet statistisch in der Tat nur eine maximal sehr geringe Verminderung der Variabilität. Auf die Kurve bezogen besagt das, daß durch einen solchen erfolgreichen Selektionsschritt die ganze Kurve nach der Seite der Auswahl, also z. B. nach der Plusseite verschoben wird. Ein weiterer Selektionsschritt würde natürlich den gleichen Erfolg haben, und so könnte es durch in mehreren Generationen fortgesetzte Selektion geschehen, daß der Typus über die Grenze der Variabilität der Ausgangsgeneration hinausgeschoben wird oder mit anderen Worten, daß die Zuchtwahl einen neuen Typus geschaffen hat. Nebenstehendes Schema, Fig. 45, veranschaulicht uns, im Anschluß an Lang, wie in einem solchen Fall die Selektion kurvenverschiebend wirken würde. Die Kurve der Ausgangs-

generation hat den Typus A; es wird ein Plusabweicher an der mit * bezeichneten Stelle der Variationsreihe ausgewählt und dadurch in der nächsten Generation unter $^1/_3$ Rückschlag in der Richtung des Pfeiles der Typus nach A_1 verschoben. In der Population dieser Generation wird die gleiche Auswahl getroffen und die Verschiebung geht nach A_2; noch ist diese Kurve mit der der Ausgangsgeneration so transgressiv, daß ihr Typus noch im Bereich von deren extremen Plusabweichern liegt. Aber bereits beim 3. Selektionsschritt ist der Typus A_3 über die Variabilitätsgrenze von A hinausgeschoben. Und Pearson

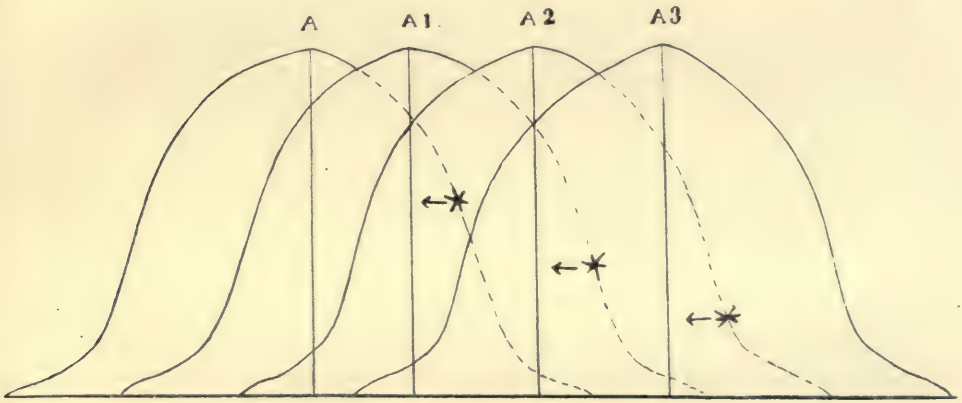


Fig. 45.
Schematische Darstellung der typenverschiebenden Wirkung dreier Selektionsschritte unter Berücksichtigung von Galtons Rückschlag. * die Stellen der Kurven A, A_1, A_2, an denen die Auswahl erfolgte.

berechnet für einen konkreten Fall, daß durch intensive Zuchtwahl in nur 6 Generationen Engländer von 6 Fuß erblicher Größe gezüchtet werden könnten. Die Zuchtwahl vermöchte so in der Tat zu erreichen, was Darwin von ihr verlangt, eine allmähliche Überführung einer Form in eine andere.

Es wurde nun soeben bemerkt, daß die Voraussetzung dafür, daß die Nachkommenkurve der Kurve der Eltern analog ist, die Konstanz der äußeren Bedingungen ist, deren Einwirkung auf die Variabilität uns ja bereits bekannt ist. Schon eine Betrachtung dieser Tatsache läßt uns

einem auf rein statistischem Wege gefundenen Gesetz gegenüber etwas vorsichtig erscheinen. Denn wie will die statistische Betrachtung diese Voraussetzung berücksichtigen und wie will sie die durch ihr Nichtzutreffen bedingten Korrekturen anbringen? Galton selbst hat denn auch diese Schwierigkeit erfahren müssen, als er den Versuch machte, sein Gesetz auch auf experimentellem Wege zu beweisen. Er wollte mit Hilfe verschiedener Entomologen Motten züchten und durch Messung ihrer Flügellänge Daten für Erblichkeitsfragen erhalten. Seine Versuche scheiterten aber „teils durch die störenden Einflüsse der Verschiedenheit in Nahrung und Lebenslage auf verschiedene Zuchten, an verschiedenen Orten und Jahren. Es konnten so daraus keinerlei statistische Resultate von einiger Klarheit und Bedeutung ermittelt werden." (Man vergleiche dazu unsere oben gegebenen Daten für die Flügellänge der Nonne).

Die Bedeutung solcher Skepsis wird uns nun sogleich klar werden, wenn wir betrachten, wie die Wirkung der Selektion durch die Wirkung von die Variabilität beinflussenden Lebenslagefaktoren beeinflußt wird. De Vries hat an verschiedenartigen Pflanzen den Einfluß eines Zusammenwirkens zwischen Selektion und die Variabilität beeinflußenden Lebenslagefaktoren wie besonders guter Ernährung untersucht. Es hat sich dabei gezeigt, daß reiche Ernährung einen viel bedeutenderen Einfluß ausübt als die Zuchtwahl. Wurde gute Ernährung verbunden mit Selektion der Minusabweicher, so wurde trotzdem eine starke Kurvenverschiebung nach der Plusseite erzielt. Wurden Plusabweicher ausgewählt und mit reicher Ernährung kultiviert, so war die Verschiebung nach der Plusseite kaum größer. Die allergrößte Verschiebung aber konnte rein durch Ernährung ohne Zuchtwahl erzielt werden. Nebenstehende Fig. 46 gibt die graphische Darstellung eines solchen Versuchs und zwar stellt *A* die Ausgangskurve dar, *B* die Kurve, die bei Minusselektion mit reicher Ernährung resultierte, *C* das gleiche bei Plusselektion und starker Ernährung und *D* die Variationskurve bei alleiniger Wirkung sehr reicher Ernährung. Die Kurven beziehen sich auf die Variabilität der Fruchtlänge von Oenothera. Sie zeigen im Zusammenhang mit den Angaben des berühmten Botanikers, daß reiche Lebenslage in gleichem Sinne wirkt wie Plus-Selektion und daß bei

Konkurrenz beider, erstere einmal einwirkend[1] einen größeren Erfolg erzielen kann als dreimalige Auslese extremer Plusvarianten. Nicht immer muß allerdings die Ernährungswirkung der der Auslese überlegen sein, es kann auch der umgekehrte Erfolg eintreten und zwar ist das Resultat nach Einzelversuchen und Pflanzenarten wechselnd.

Berücksichtigt man nun diese Tatsachen, so ergibt sich daraus, daß man den Resultaten von Selektionsexperimenten auf dem Papier, wie

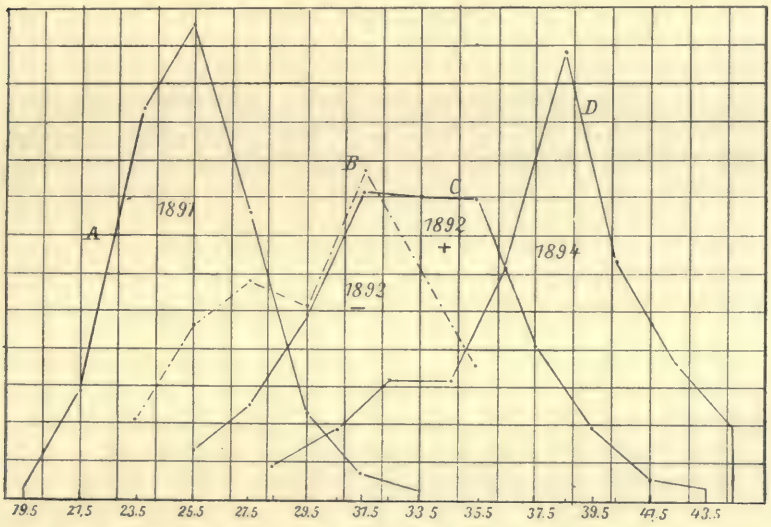


Fig. 46.

Kurven der Variabilität der Fruchtlänge von Oenothera bei Kombination von Ernährung und Zuchtwahl. *A* Ausgangskurve, *B* Versuch mit Minusselektion und reicher Ernährung, *C* Plusselektion und reiche Ernährung, *D* nur starke Ernährung. Nach De Vries.

es derartige statistische Betrachtungen, von denen wir ausgingen, sind, sehr vorsichtig gegenübertreten muß. Denn wenn etwa die Lebenslage des für die Statistik verwandten Individuengemenges nicht näher bekannt ist, so kann in einem solchen biologisch unanalysierten Material

[1] Es sei hier nebenher bemerkt, daß de Vries die größte Verschiebung der Variabilität bei Einwirkung reicher Lebenslage erhielt, wenn er nicht die Tochterpflanzen reich düngte, sondern bereits die Mutterpflanzen, ein für die Züchtung sehr wichtiges Prinzip.

ein ganz verkehrtes Resultat zum Vorschein kommen; es kann z. B. eine Wirkung reicher Lebenslage der Selektion gutgeschrieben werden, umgekehrt aber auch ein Fehlen einer Selektionswirkung gefunden werden, wo sie nur durch entgegengesetzt wirkende Lebenslagefaktoren kompensiert wird. Der Ausgleich, den die statistische Betrachtung bei großen Zahlen dadurch erhalten kann, daß alle Lebenslagen nach Wahrscheinlichkeitsgesetzen vorliegen müssen, ist selbst bei vorsichtigster Statistik wohl nicht genügend, jene Fehlerquellen auszuschalten.

Sehen wir aber von diesen Schwierigkeiten ab, so steckt in der Methode Galtons und seiner Nachfolger trotz der Genialität ihrer Begründung und Durchführung ein prinzipieller Fehler. Der Scharfsinn des dänischen Botanikers Johannsen hat ihn ans Licht gezogen und in trefflichen Gedanken- wie biologischen Experimenten erwiesen. Vertrauen wir uns im folgenden seiner geistreichen Führung an.

Wir haben oben an Hand jener schematischen Kurve, Fig. 45, gesehen, daß eine erfolgreiche Selektion darin besteht, daß die Variationskurve als Ganzes nach der einen Seite verschoben wird. Der Typus der gewählten Eigenschaft des betreffenden Organismus, ausgedrückt durch den Mittelwert bei guter binomialer Verteilung, wird an eine andere Stelle verrückt. Es wird dabei als ganz selbstverständlich angenommen, daß das untersuchte Material von einheitlichem Typus ist, denn die binomiale Verteilung der Variabilität tritt ja bei ganz einheitlichem Material z. B. den Nachkommen eines Elternpaares gleicher Art oder Rasse auf. Was heißt das nun, der Typus ist einheitlich? Wenn wir von der ungeschlechtlichen Vermehrung absehen, so entsteht ein jeder Organismus aus den Geschlechtszellen. In diesen muß natürlich die Fähigkeit vorhanden sein, alle die Eigenschaften, aus denen ein Körper zusammengesetzt ist, wie Haarfarbe, Längenmaße, psychische Fähigkeiten zu reproduzieren. Wir haben schon oben gesehen, daß man diese Eigenschaftsträger vielfach in den Chromosomen des Zellkerns erblickt. Sehen wir von dieser speziellen Vorstellungsweise, die uns hier nur den abstrakten Begriff etwas näher führen soll, ab und sagen wir uns, daß wir über das Wesen und die Beschaffenheit, ja sogar über die materielle Natur jener Eigenschaftsträger uns nicht die geringste konkrete Vorstellung bilden wollen, so können wir sie mit Darwin

Pangene, mit Weismann Determinanten oder losgelöst auch von den Gebäuden der Vererbungstheorien mit Johannsen als Gene bezeichnen. In einem jeden Individuum sind also die Eigenschaften vorhanden, zu denen die Geschlechtszellen seiner Erzeuger die Gene enthielten. Es ist klar, daß dann für die Erblichkeitslehre alle jene Individuen identisch sind, die dieselben Gene mitbekommen haben. Wenn nun die betreffende Eigenschaft im Rahmen ihrer natürlichen fluktuierenden Variabilität bei dieser Gruppe von ihren Genen nach identischen Individuen einen bestimmten Mittelwert hat, einen bestimmten Typus repräsentiert, so ist der Typus als ein einheitlicher zu bezeichnen, da er auch in seinen sämtlichen Abweichern auf der gleichen Unterlage identischer Gene beruht. Johannsen nennt ihn dann Genotypus und seine sämtlichen Glieder sind genotypisch einheitlich, sie haben in der betreffenden Eigenschaft identische Erbträger und können selbst somit auch nur identische Eigenschaften weitervererben.

Die zu entscheidende Frage ist nun: Stellen die Individuen einer einheitlich erscheinenden Art oder Rasse, in ihrer Gesamtheit eine Population genannt, auch einen Genotypus dar, sind sie ein genotypisch einheitlicher Bestand? Ist das der Fall, so könnte auch auf statistischem Wege, bei Einhaltung aller nötigen Vorsicht, z. B. Beachtung der Lebenslage, über den Erfolg einer Selektion entschieden werden. Wie aber, wenn das, was uns als einheitlicher Typus erscheint, gar nicht ein solcher ist, wenn er nur ein Scheintypus, ein Phaenotypus ist, hinter dem sich ein Gemenge unbekannter Genotypen oder Biotypen verbergen kann? Ist das der Fall, dann besagt das Ergebnis einer Statistik, ja sogar, wie sich zeigen wird, eines Experiments, nichts über eine stattgehabte Typenverschiebung, denn was mit den unbekannten, hinter dem Phaenotypus verborgenen Genotypen geschehen ist, wissen wir ja nicht. Die Vorbedingung eines Vererbungsversuches ist also zu wissen, ob die benutzte Population genotypisch einheitlich ist, oder ob sie ein Typengemenge darstellt.

In jenen statistischen Gedankenexperimenten war nun von einer Population ausgegangen worden, die mit schöner binomialer Verteilung der Varianten einen Typus erkennen ließ. Es ist nun die Frage, ob

eine Berechtigung vorliegt, aus der Regelmäßigkeit der Variationskurve auf Einheitlichkeit des Typus zu schließen. Es ist ein Vergnügen, zu verfolgen, wie Johannsen an Galtons eigenen Zahlen den Beweis des Gegenteils erbringt. Galton hatte, wie wir gesehen haben, sein Regressionsgesetz u. a. aus einem Vergleich der Körperlänge der Kinder einer Menschenpopulation mit der mittleren Größe der Eltern berechnet. Johannsen teilt nun einmal nach Galtons Angaben die Eltern in drei Gruppen, in mittelgroße zwischen 67 und 70 Zoll, in kleine unter 67 und in große über 70 Zoll und stellt dann die Nachkommen dieser Eltern in Variationsreihen zusammen. Es ergibt sich dabei für die Nachkommen der mittelgroßen Eltern folgende Reihe:

Klassengrenzen:	59,7	61,7	63,7	65,7	67,7	69,7	71,7	73,7	75,7
Anzahl Individuen:	1	16	76	174	201	114	26	5	

Die Nachkommen der kleinen Eltern ergeben:

Klassengrenzen:	59,7	61,7	63,7	65.7	67,7	69,7	71,7	73,7
Anzahl Individuen:	3	22	29	70	45	11	1	

Und schließlich die Nachkommen der großen Eltern:

Klassengrenzen:	60,7	62.7	64.7	66.7	68,7	70,7	72.7	74,7
Anzahl Individuen:	1	1	6	23	50	34	19	

Nun ergeben diese Reihen folgende Mittelwerte:

Nach Plusabweichern = 70,15
Nach Mittelmaßeltern = 68,06
Nach Minusabweichern = 66,57

Setzt man dies Resultat nun in Beziehung zur Selektion, so bedeutet das, daß aus den größten Eltern durch Zuchtwahl ein Nachkommentypus von besonderer Größe, aus kleinsten ein solcher von besonderer Kleinheit gezüchtet wurde, während die Nachkommen der Mittelmaßeltern auch auf mittlerer Größe blieben. Die Zuchtwahl hätte also drei differente Typen geschaffen, den Typus in der Selektionsrichtung verschoben. Nun vereinigen wir aber einmal durch Addition die Zahlen für die 3 Typen, so erhalten wir für das Gesamtmaterial der Nachkommen die Reihe:

Klassengrenzen:	59,7	61,7	63,7	65.7	67,7	69,7	71,7	73,7	75,7
Individuenzahl:	5	39	107	255	287	163	58	14	

Das ist nun wieder eine binomiale Reihe, ebenso wie bei den einzelnen Typen, ihr Mittelwert ist 68,09 und wir würden, wenn wir sie allein vor uns hätten, sagen, daß diese Population einen Typus der Länge von 68,09 repräsentiert. Und doch wissen wir, daß in der Reihe jene drei Typen enthalten sind und daraus folgt, daß man der Reihe eben von außen nichts darüber ansehen kann, ob sie einheitlich ist oder nicht. Was für diese Reihe gilt, gilt natürlich ebenso auch für die Ausgangsreihe der Selektionsstatistik, ebenso wie für jede der drei willkürlich gebildeten Selektionsreihen. Es ist uns unbekannt, ob sie genotypisch einheitlich war, oder ob sie einen Phaenotypus repräsentierte, innerhalb dessen ein Gemenge einer unbekannten Zahl von Genotypen enthalten war. Der statistische Versuch, Erblichkeitsgesetze zu finden, arbeitet also mit nicht analysierten Phaenotypen. Ehe seine Resultate als erfolgreich hingenommen werden können, müssen die gleichen Versuche der Selektion zuerst an genotypisch einheitlichen Beständen durchgeführt werden. Dies aber ist der prinzipielle Fehler, den Johannsen der statistischen Erforschung der Erblichkeitsgesetze nachwies. Und nun tat er auch den folgenden Schritt: die Analyse der Population durch das Vererbungsexperiment und die Anwendung der Selektion auf das analysierte Material. Seine im Jahre 1903 erschienenen Untersuchungen über die Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien bedeuten einen der großen Marksteine der Erblichkeitsforschung.

Johannsen ging bei seinen an Bohnen, Erbsen und Gerste ausgeführten Versuchen von der Voraussetzung der Richtigkeit der Galtonschen Gesetze aus. Die betrachteten Eigenschaften waren die Länge der Bohnen, ihre Form ausgedrückt im Verhältnis von Länge zu Breite, und die Schartigkeit der Gerste, eine Abnormität, bei der in der Reihe der Fruchtknoten Lücken sind. So säte er Bohnen von bekannter Größe aus und ordnete sie nach Gewichtsklassen mit einem Spielraum von 10 Centigramm von 25—85 Centigramm. Sodann wurden die Nachkommen dieser Mutterbohnen gewogen und ihr Gewicht in Beziehung gesetzt zu dem jener. Es ergab sich dabei:

Gewicht der Mutterbohnen:	30	40	50	60	70	80
Mittleres Gewicht der Nachkommen:	37,1	38,8	40,0	43,4	44,6	45,7

Daraus berechnet sich nach Art des oben durchgeführten Galtonschen Beispiels eine Erblichkeitszahl von $^1/_4$. Es war also eine Regression im Galtonschen Sinn um $^3/_4$ eingetreten. Es war aber bei diesem Versuch das Material der sämtlichen Pflanzen einzeln behandelt worden und dabei fiel auf, daß aus gleich großen Mutterbohnen Nachkommen der verschiedensten Größe hervorgingen. Betrachtete man z. B. die Nachkommen aus den größten, 80 Centigramm schweren Mutterbohnen, so schwankten sie zwischen 35 und 60 Centigramm. Das Gesamtmaterial aus den Nachkommen aller dieser schweren Bohnen ergab die folgende Variationsreihe:

Klassen in Ctgr.:	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80
Anzahl Bohnen:	5	18	46	**144**	127	70	70	63	28	15	8	4	

Die Reihe ist nun auffallend unsymmetrisch und das erweckte Johannsen den Verdacht, daß das ihr zu Grunde liegende Material nicht einheitlich sei. Und das führte dazu, als Ausgangsmaterial genotypisch einheitliche Bestände zu benutzen, um zu prüfen, ob in ihnen die Selektion den gleichen Erfolg habe. Ein solches Material ist aber in dem gegeben, was Johannsen reine Linien nennt. Schon der berühmte Rübenzüchter Vilmorin hatte in vordarwinscher Zeit gefunden, daß Zuckerrüben von gleichem Zuckergehalt verschiedenwertige Nachkommen ergeben, daß also äußere Gleichheit nicht auch Gleichheit der Erblichkeit, genotypische Gleichheit bedeutet. Er beurteilte deshalb die Nachkommenschaft jeder Pflanze einzeln und konnte so wirklich gutes Material zur Nachzucht sich aufziehen. Dieses Prinzip der individuellen Nachkommenbeurteilung, wie es Johannsen treffend bezeichnet, wandte er nun auch für seine Objekte an. Die benutzten Pflanzen waren ausschließlich Selbstbefruchter, und das gab natürlich die Möglichkeit, von einem ideal einheitlichen Material auszugehen, das durch Kreuzbefruchtung ja gemischt werden könnte. Er nennt nun den Inbegriff aller Individuen, welche von einem einzigen absolut selbstbefruchtenden Individuum abstammen, eine reine Linie, im Gegensatz zu der Population, die ein Gemenge von Individuen ohne feststehende genotypische Gleichheit darstellt. Eine solche reine Linie ist natürlich genotypisch einheitlich, und auf sie müssen die Selektionsversuche angewandt werden. Aus dem Bohnen-

material konnten nun durch getrennten Anbau nach dem Samengewicht betrachtet 19 reine Linien isoliert werden, von denen also eine jede sich typisch durch ihr mittleres Gewicht von der anderen unterschied und diesen Unterschied in allen Generationen beibehielt. Wurde nun aber innerhalb einer reinen Linie Selektion geübt, indem — die reine Linie hat natürlich ebenso ihre Variationsreihe wie die Population — die extremen Plus- oder Minusabweicher zur Nachzucht ausgewählt wurden, so war das völlig erfolglos: in der folgenden Generation war wieder der Mittelwert der vorhergehenden vorhanden, gleichgültig von welchem Punkt der Variationsreihe die Ausgewählten stammten. Mit den Ausdrücken Galtons war also die Erblichkeitszahl = 0, der Rückschlag, die Regression = 1, d. h. vollständig, die Selektion blieb ohnmächtig. Die folgende Tabelle Johannsens illustriert dies Resultat. Sie gibt

Linie	Gewicht der Mutterbohnen					
	20	30	40	50	60	70
I					63,1	64,9
II			57,2	54,9	56,5	55,5
III				56,4	56,6	54,4
IV				54,2	53,6	56,6
V			52,8	49,2		50,2
VI		53,5	50,8		52,5	
VII	45,9		49,5		48,2	
VIII		49,0	49,1	47,5		
IX		48,5		47,9		
X		42,1	46,7	46,9		
XI		45,2	45,4	46,2		
XII	49,6			45,1	44,0	
XIII		47,5	45,0	45,1	45,8	
XIV		45,4	46,9		42,8	
XV	46,9			44,6	45,0	
XVI		45,9	44,1	41,0		
XVII	44,0		42,4			
XVIII	41,0	40,7	40,8			
XIX		35,8	34,8			

für jede der 19 Linien die mittleren Gewichte der Nachkommen an, die bei Auswahl von Mutterbohnen der verschiedensten Gewichte zwischen 20 und 70 Centigramm erzielt wurden. Betrachten wir darin z. B. die Linie XIII, so ergeben die ausgewählten Muttersamen von 30 Centigramm

Nachkommen von 47,5 im Mittel, die Muttersamen von 40 Centigramm solche von 45,0, Muttersamen von 50 solche von 45,1 und Muttersamen von 60 solche von 45,8, d. h. der Typus der reinen Linie blieb konstant, ja eher wurde noch gerade das Gegenteil einer Selektion erzielt, indem die kleinsten Mutterbohnen die größten Nachkommen geben.

Die besprochenen Resultate beziehen sich nun zunächst nur auf den einmaligen Versuch; völlig beweisend können sie erst dann sein, wenn sie sich auch bei in mehreren Generationen fortgesetzter Selektion bewähren. Und das ist in der Tat der Fall. Johannsen führte die Versuche so aus, daß er innerhalb einer reinen Linie wieder aus den Nachkommen der kleinsten Mutterbohnen die kleinsten und aus denen der größten Mutterbohnen die größten, also die extremen Minus- und Plusabweicher auswählte und anbaute. In der Linie XVIII wurden also z. B. aus den Nachkommen der kleinsten Mutterbohnen vom Gewicht 20, die ein mittleres Gewicht von 41,0 zeigten, wieder die kleinsten der Variationsreihe ausgewählt, die nur zwischen 10 und 20 Centigramm wogen, und diese ergaben die Minusreihe. Aus den Nachkommen der größten Mutterbohnen von 40 g mit dem Mittelwert 40,8 wurden dagegen die größten Individuen der Variationsreihe, nämlich zwischen 60 und 70 g, genommen und als die Plusselektionsreihe angebaut. In allen folgenden Jahren wurden dann immer wieder die kleinsten der Minusreihe und die größten der Plusreihe ausgewählt. Das Resultat für die Linie I zeigt die folgende Tabelle:

Erntejahr	Mittleres Gewicht der Muttersamen der Selektionsreihe		b — a	Mittleres Gewicht der Nachkommensamen der Selektionsreihe		$\beta - \alpha \pm m$
	a Minus	b Plus		α Minus	β Plus	
1902	60	70	10	63,15	64,85	$+ 1{,}70 \pm 1{,}27$
1903	55	80	25	75,19	70,88	$- 4{,}31 \pm 1{,}35$
1904	50	87	37	54,59	56,68	$+ 2{,}09 \pm 0{,}57$
1905	43	73	40	63,55	63,64	$+ 0{,}09 \pm 0{,}69$
1906	46	84	38	74,38	73,00	$- 1.38 \pm 1{,}08$
1907	56	81	25	69,07	67,66	$- 1{,}41 \pm 1{,}09$

Daß auch hier fortgesetzte Selektion keinen Erfolg erzielt hatte, daß die Regression immer eine vollständige war, geht besonders klar aus der Betrachtung der Differenzzahlen hervor. 1905 z. B. war die Differenz

der Minus- und Plusreihe bei den Mutterbohnen 40, bei der Nachkommenschaft aber + 0,09 ± 0,69[1], d. h. nahezu gleich Null, ja im Fall von 1903 sogar — 4,31, d. h. die Selektion hatte eher den entgegengesetzten Erfolg erzielt.

Bei Betrachtung dieser Zahlen fällt nun auf, daß in den einzelnen Jahren des Versuchs der Mittelwert ziemlichen Schwankungen unterworfen ist. Ihre Ursache ist nach dem, was wir früher gehört haben, ohne weiteres klar, es ist der Einfluß der in verschiedenen Jahren wechselnden Lebenslage, der natürlich auf reine Linien ebenso einwirkt, wie auf andere Variationsreihen. Man könnte nun vielleicht auf die Idee kommen, daß diese verschiedene Lebenslage für das Resultat der Versuche eine Bedeutung haben könne, denn wir haben ja oben gehört, daß in Populationen die Lebenslagewirkung die der Selektion übertreffen kann. Daß ein solcher Einwand aber unberechtigt ist, geht daraus hervor, daß das Resultat sowohl bei Minus- und Plusabweichern als auch in sämtlichen 19 Linien das gleiche war. Es blieb auch das gleiche bei Berücksichtigung anderer Eigenschaften und anderer Objekte und das Resultat ist als feststehend zu erachten, daß innerhalb einer reinen Linie die Selektion wirkungslos ist, daß sie nicht im stande ist, eine genotypische Änderung hervorzubringen.

Wie erklären sich nun auf Grund dieser Forschungen die Resultate Galtons, wie erklärt es sich, daß die Züchter von jeher durch Selektion die gewünschten Veränderungen an Tieren und Pflanzen zu erreichen suchen und oft auch tatsächlich erreichen? Es wird uns sofort verständlich werden, wenn wir einen Blick auf das instruktive Schema werfen, an dem Lang das Verhältnis von Phaenotypus zu Genotypus erläutert (Fig. 47). Die große Kurve stellt die Variationskurve dar, die eine Population ergibt, es ist die Kurve des Phaenotypus. Im Phaenotypus sind nun zahlreiche reine Linien oder Biotypen enthalten, die hier in der Zahl der Buchstaben des Alphabets angenommen sind und mit *A*—*Z* bezeichnet wurden. Eine jede Linie hat ihre eigene Variationskurve, die hier als viel kleiner als die des Phaenotypus angenommen ist.

[1] ± 0,69 ist hier der mittlere Fehler der Berechnungen, der in dieser Tabelle der Exaktheit halber mit aufgeführt sei.

(Daß sie zum Teil umgekehrt stehen, ist natürlich nur im Interesse der Zeichnung geschehen.) Es finden sich also Linien vor auf der Minusseite des Phaenotypus (hell), mittlere, wie solche auf der Plusseite (dunkel). Der Phaenotypus erscheint uns aber als eine Einheit, weil die einzelnen Kurven der Biotypen übereinandergreifen, transgressiv sind, und so scheinbar in eins zusammenfließen. Würde man nun in einem solchen Phaenotypus zu einem Selektionsversuch Plusabweicher der Maßeinheit 90 auswählen, so hätten wir Individuen gefaßt, die den Linien *W*, *X*, *Y*, *Z* angehören. Die Nachkommenschaft kann sich also, gleiche

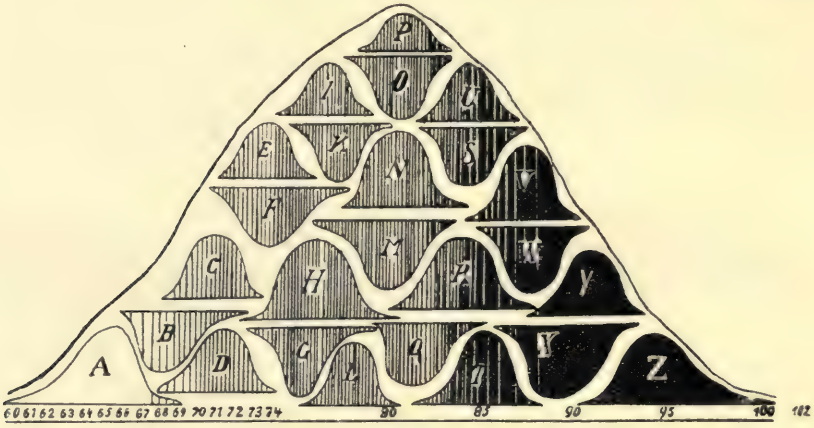


Fig. 47.
Schematische Darstellung des Verhältnisses von Phaenotypus zu Genotypus, von Population zu reiner Linie. Nach Lang.

Lebenslage vorausgesetzt, nur an dem Kurvenbezirk befinden, in dem diese 4 Linien liegen. Würden sie mit ihrer Minusseite mehr nach links reichen, als es in dem Schema der Fall ist, so würde sich aus dem dann mehr nach links liegenden Mittel der 5 Linien eine Galtonsche Regression ergeben. Es bestände also in diesem Fall die erfolgreiche Selektion darin, daß eine Reihe von Biotypen — wie die reinen Linien auch genannt werden — der Plusseite des Phaenotypus ausgewählt wurde. Es läßt sich nun sehr schön denken, daß bei weiteren Selektionsschritten in diesem Material schließlich die Linie *Z* allein ausgewählt wird, und dann würde man sagen, die Zuchtwahl hat den Typus nach

der äußersten Plusseite verschoben. In Wirklichkeit hat sie aber nur den äußersten konstanten Typus dieser Seite isoliert. Von jetzt ab wäre aber jede Selektion unmöglich, denn es liegt eine reine Linie vor, in der sie wirkungslos ist.

Die bedeutungsvollen Untersuchungen Johannsens ergeben also, mit seinen eigenen Worten, „zu gleicher Zeit eine volle Bestätigung und eine gänzliche Auflösung des bekannten Rückschlagsgesetzes Galtons, was das Verhältnis zwischen Eltern und Nachkommen betrifft . . . Eine Selektion in der Population bewirkt also größere oder kleinere Verschiebung — in der Richtung der Selektion — desjenigen durchschnittlichen Charakters, um welchen die betreffenden Individuen fluktuierend variieren. Indem ich aber nicht dabei stehen blieb, die Populationen als Einheiten zu betrachten, sondern mein Material in seine reinen Linien auflösen konnte, hat es sich in allen Fällen gezeigt, daß innerhalb der reinen Linien der Rückschlag sozusagen vollkommen gewesen ist: die Selektion innerhalb der reinen Linien hat keine Typenverschiebung hervorgerufen . . . Bei der gewöhnlichen Selektion in Populationen wird unrein gearbeitet; das Resultat beruht auf unvollständiger Isolation derjenigen Linien, deren Typen in der betreffenden Richtung vom Durchschnittscharakter der Populationen abweichen."

Es erhebt sich nun zunächst die Frage, wie weit diese bahnbrechenden Ergebnisse sich durch anderweitige Erfahrungen bestätigen lassen. Und da zeigt sich, wenn wir der Darstellung von de Vries folgen, daß die landwirtschaftliche Praxis eigentlich schon lange vorher prinzipiell das gleiche gefunden hatte. Der englische Getreidezüchter Le Couteur hatte schon im Anfang des vorigen Jahrhunderts auf ähnliche Weise besondere Getreidesorten erhalten. Von einem Besucher auf die Verschiedenartigkeit seiner Ähren aufmerksam gemacht, hatte er einzelne ausgesucht und getrennt angebaut und erhielt dann völlig gleichmäßige Nachkommenschaft; er hatte also reine Linien isoliert. Zu einem entsprechenden Resultate war auch der schottische Züchter Patrick Shireff gekommen, der seine neuen Rassen so erhielt, daß er eine einzelne besonders wertvolle Ähre, wie er sie ganz selten auffand, isoliert vermehrte. Und auch in neuerer Zeit ist Hays in Amerika wieder zu genau der gleichen Methode gelangt. Eine wirkliche praktische Bedeutung wie

auch wissenschaftliche Begründung erhielt aber das Prinzip erst durch die berühmte Svalöfer Anbaumethode, die eine vollwertige Entdeckung des Prinzips der reinen Linien schon 10 Jahre vor Johannsen bedeutet, wenn auch ohne derartig planmäßige wissenschaftliche Begründung und Verarbeitung.

Man pflegte früher mit den erwähnten Ausnahmen die für den landwirtschaftlichen Anbau bestimmten Nutzpflanzen in der Weise zu verbessern, daß man aus den Beständen die Individuen auswählte, die die gewünschten Eigenschaften am stärksten zeigten und sie zur Nachzucht benutzte. Man nahm also eine ganze Anzahl von Individuen, ein Gemisch in Bezug auf die gewünschten Eigenschaften, wodurch man erreichen wollte, daß auch die anderen, nicht mit berücksichtigten Eigenschaften auf mittlerer Höhe erhalten blieben. So wurde denn in jeder weiteren Generation verfahren. Dabei zeigte es sich nun, daß oft, sobald die Selektion aufhörte, Rückschläge eintraten, die die Landwirte zwangen, immer wieder von dem ursprünglichen Züchter das Saatgut zu beziehen. Die ganze Sachlage hat nun durch die Untersuchungen des Leiters der schwedischen Saatzuchtanstalt in Svalöf, N. H. Nilsson und seiner Mitarbeiter volle Klärung erfahren. Er suchte aus den vorhandenen Kulturen von Getreide möglichst viele Typen, etwa 1000, nach den verschiedensten Eigenschaften aus, wie Frostfestigkeit, Eignung für schweren und leichten Boden, frühes und spätes Reifen, Länge der Ähren, Zahl der Körner usw., und baute dann alle gleichartigen Individuen auf einem besonderen kleinen Feldchen an. Im folgenden Jahre waren aber auf dem Feldchen wieder Gemenge aller möglichen Typen vorhanden. Nur einige wenige machten eine Ausnahme, sie trugen ganz gleichförmige Saat. Es zeigte sich nun, daß man zur Aussaat gerade auf diesen Feldchen nur die Körner einer einzigen Ähre benutzt hatte, weil zufällig der Typus nur in einer Ähre vorgelegen hatte, während sonst immer mehrere gleichartig aussehende Ähren angebaut waren. Nun wurden im nächsten Jahre 2000 einzelne Ähren ausgewählt und isoliert angebaut und sie alle ergaben einförmige Nachkommenschaft und diese blieb auch in weiteren Generationen konstant. Das ist das Svalöfer Prinzip der einmaligen Auswahl. Nebenstehende Fig. 47*a* zeigt 4 derartige Svalöfer reine Linien vom Hafer.

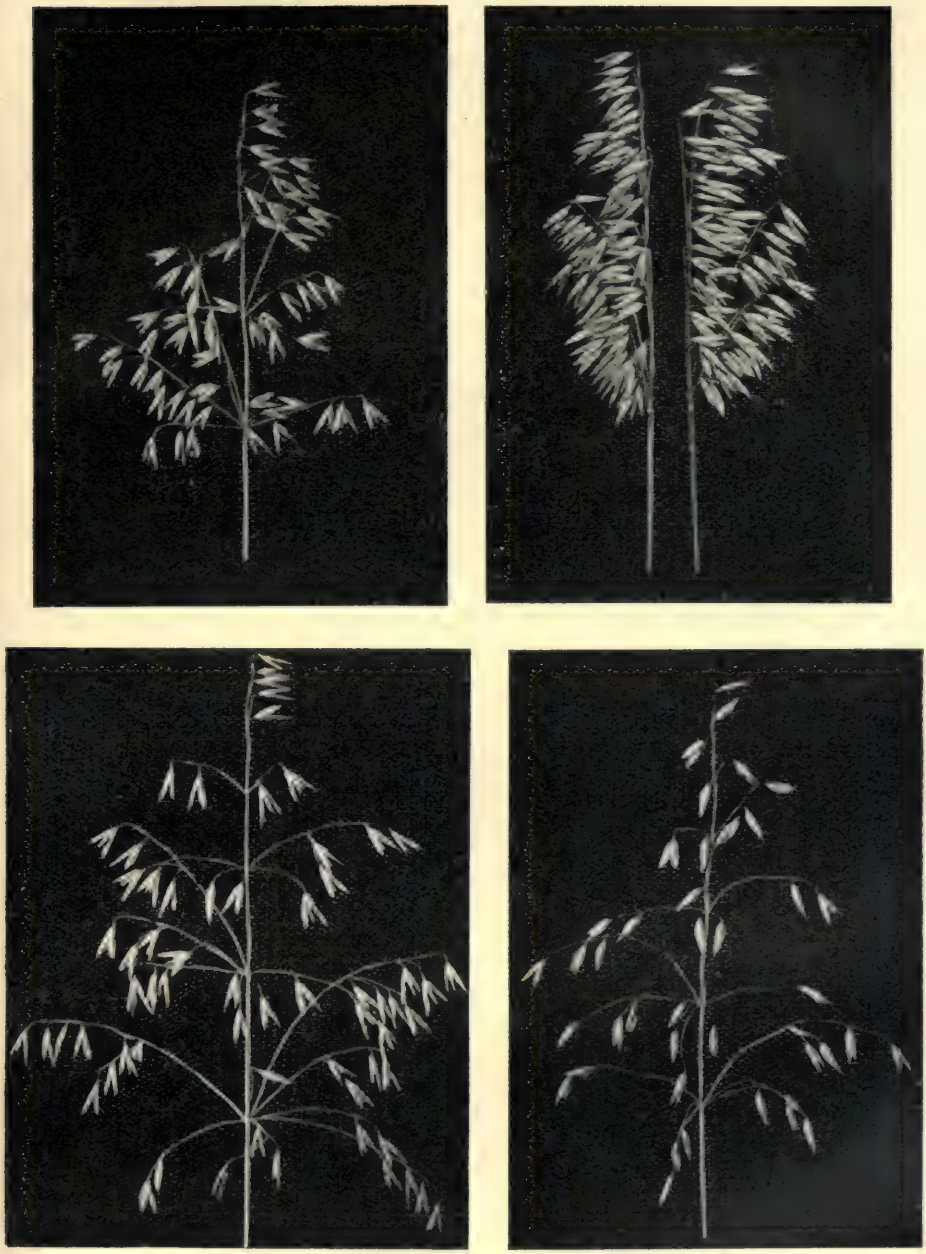


Fig. 47a. Vier reine Linien vom Hafer aus Svalöf. Nach De Vries.

Es ist klar, daß es nichts anderes besagt als die Lehre von den reinen Linien und der Wirkung der Zuchtwahl in Populationen, ihrer Unwirksamkeit bei Linien. Es bedeutet zugleich aber auch eine vernichtende Kritik der alten Selektionsmethoden. So war der berühmte Schlanstedter Roggen von Rimpau in mühevoller 20jähriger Zuchtwahl auf seine Höhe gebracht worden und jetzt muß man sagen, daß mit einer einmaligen Auswahl der betreffenden Ähre genau das Gleiche erreicht worden wäre!

Diesen bedeutsamen Erfolgen der Botaniker — und die Ergebnisse Johannsens sind seitdem auch an anderen Objekten bestätigt worden — stehen nun auf zoologischem Gebiet noch nicht gleichwertige Resultate gegenüber. Immerhin läßt sich bereits erkennen, daß die gleichen Gesetzmäßigkeiten jedenfalls auch für das Tierreich Geltung haben[1]. Ob sie sich an einem so einwandfreien Material, wie es Johannsens reine Linien sind, jemals im Tierreich werden bestätigen lassen, ist allerdings mehr wie fraglich. Denn reine Selbstbefruchter sind äußerst selten oder, da wo sie vorhanden sind, z. B. bei den Bandwürmern, dem Experiment nicht zugänglich. Einen Ersatz dafür könnten Formen mit ausschließlich parthenogenetischer Fortpflanzung liefern oder, wenn man auch die ungeschlechtliche Fortpflanzungsweise benutzen will, was nicht absolut einwandfrei ist, auch Formen, die sich ausschließlich ihrer bedienen. Die Objekte nun, bei denen man bisher entsprechend erfolgreiche Studien anstellen konnte, fallen, wenn man den exaktesten Maßstab anlegt, nicht völlig unter den Begriff der reinen Linien. Es sind Tiere, wie die Daphniden, bei denen eine Zeit lang rein parthenogenetische Fortpflanzung vorherrscht, um in einem bestimmten Moment mit einer zweigeschlechtigen Generation abzuwechseln. Wenn man also von einem einzigen befruchteten Weibchen ausgeht und seine sämtlichen zunächst parthenogenetischen Generationen betrachtet, so hat man ja etwas ähnliches wie eine reine Linie, aber nicht genau das gleiche, da der Vater der Ausgangsgenera-

[1] Es ist von besonderem Interesse, daß die praktische Tierzucht schon lange im Prinzip das gleiche kennt, wie die Svalöfer einmalige Auswahl. Wir werden davon im nächsten Vortrag bei der Betrachtung des Begriffes der Individualpotenz näheres hören.

tion ja nicht notwendig des gleichen Stammes wie die Mutter sein muß, wie es bei einem typischen Selbstbefruchter der Fall ist. (Er könnte nämlich, was uns später verständlich werden wird, ein Mutant sein.) Wir werden sogleich sehen, daß wahrscheinlich trotz dieses Mangels nichts anderes vorliegt als in den reinen Linien, aber selbstverständlich ist es nicht. Das andere Objekt sind Tiere, die Infusorien, die sich dauernd, viele Generationen hindurch, durch Zweiteilung, also ungeschlechtlich fortpflanzen, bis dann einmal ein Geschlechtsakt eintritt. Die aus einem Ausgangsindividuum gezüchtete Nachkommenschaft stellt also eine Art reine Linie dar, aber nur mit der gleichen Reservation wie im vorigen Fall[1]. Die an solchen Objekten gewonnenen Erfahrungen stehen daher für den besonders vorsichtigen Forscher hinter jenen botanischen an Beweiskraft ein wenig zurück.

Was nun die sogenannten reinen Linien der Daphniden betrifft, so sollen sie sich also auch durch kleine, aber erblich konstante Eigenschaften unterscheiden und Woltereck, der sie experimentell studierte, gibt an, daß innerhalb der Linien Selektion sich als wirkungslos erwies. Da aber noch keine näheren Mitteilungen vorliegen, besonders keine genauen Zahlen, so wollen wir uns auch bei diesem Fall nicht weiter aufhalten, sondern uns gleich den Jenningsschen Versuchen mit dem Infusor Paramaecium zuwenden. Von den Variabilitätsverhältnissen dieser Tiere haben wir ja schon mehrfach gehört und sind daher mit dem Versuchsmaterial bereits bekannt. Es wurden also aus einer Population einzelne in ihrer Länge verschiedene Individuen herausgegriffen und von jedem die Nachkommenschaft isoliert gezüchtet. Dabei konnten eine Reihe von Kulturen erzielt werden, in denen der Mittelwert typisch verschieden blieb im Lauf zahlreicher Generationen, sodaß im Ganzen 8 derartige reine Linien gezüchtet wurden. Wurden sie alle unter annähernd den gleichen Bedingungen gezüchtet, so blieb auch bei allen der Mittelwert konstant. Wurden die Kulturen reiner Linien geteilt, so blieben die verschiedenen Tochterkulturen identisch. Traten in verschiedenen Linien ähnliche Veränderungen der äußeren

[1] Die für das Prinzip der reinen Linien angewandten Studien Hanels an Hydren können nach der Nachuntersuchung durch Haase zunächst nicht mehr als beweiskräftig betrachtet werden.

Lebensbedingungen ein, so waren auch die Reaktionen in den verschiedenen Linien korrespondierende, sodaß also nicht etwa die Wirkung

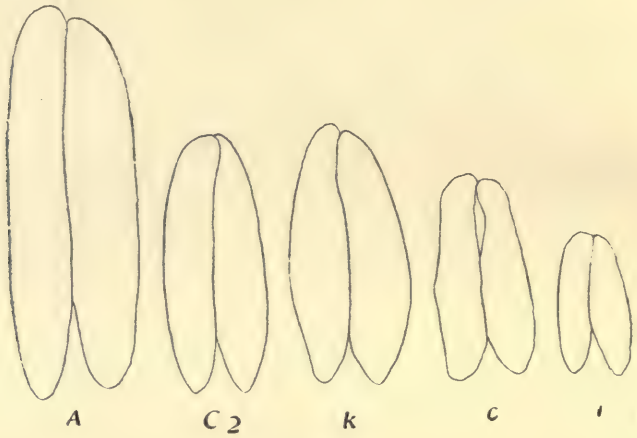


Fig. 48.
Konjuganten von Paramaecium aus 5 verschiedenen reinen Linien. Nach Jennings und Hargitt.

differenter äußerer Faktoren die Linien vortäuschte. Fig. 48 gibt einen guten Begriff solcher Konstanz, indem sie die typisch verschiedene Größe konjugierender Individuen aus 5 reinen Linien zeigt. Innerhalb

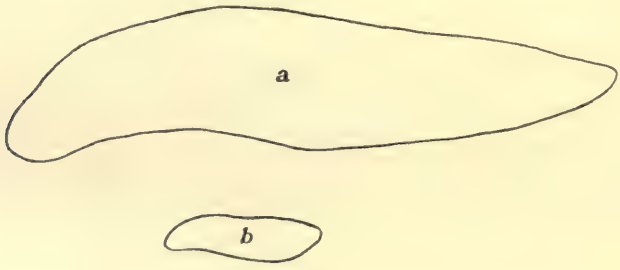


Fig. 49.
Extrem große (a) und extrem kleine (b) Variante aus einer großen und einer kleinen Linie von Paramaecium. Nach Jennings.

der einzelnen Linien war natürlich die typische fluktuierende Variabilität vorhanden, deren Ursachen wir ja schon oben betrachtet haben. Waren auch die Mittelwerte der Linien nicht so sehr verschieden, so wurden

die Differenzen durch die extremen Ausschläge der fluktuierenden Variabilität sehr große. Nebenstehende Fig. 49 gibt eine große Variante einer großen Linie (*a*) neben einer kleinen Variante einer kleinen Linie (*b*) wieder. Das Gesamtresultat geht am klarsten aus nebenstehendem

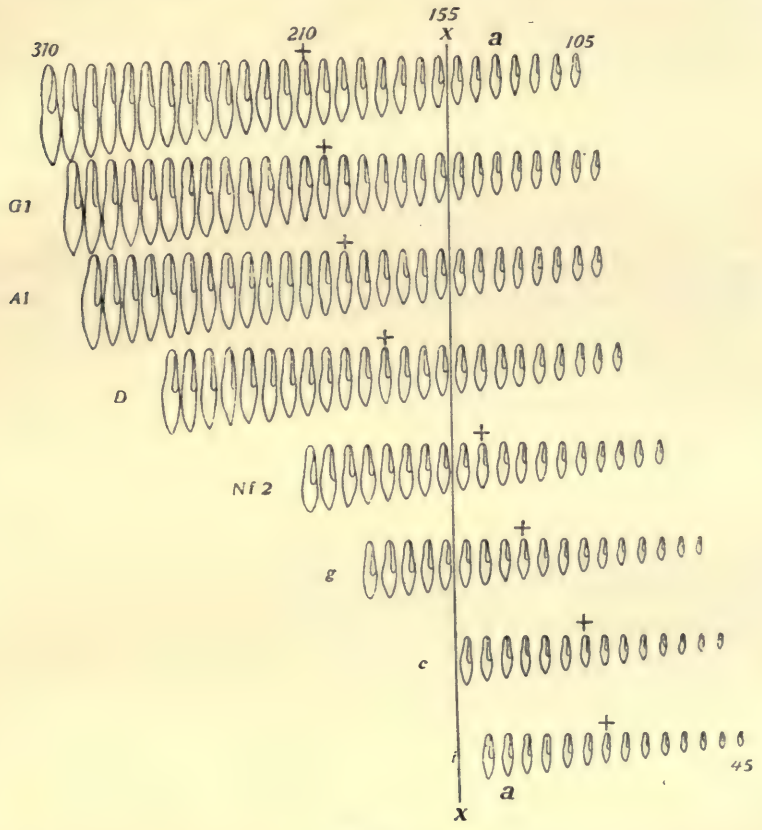


Fig. 50.
Acht reine Linien von Paramaecium in ihren Variationsreihen. X X gibt den Mittelwert der Population, + die Mittel der einzelnen Linien. Die Zahlen bedeuten die Größe in μ. Nach Jennings.

Tableau (Fig. 50) hervor, das die Variationsreihen der acht isolierten Linien nach ihrer Größe untereinandergesetzt darstellt. Man sieht die Population schwanken zwischen 310 und 45 μ Länge, von den reinen Linien die erste von 310 bis 105 μ. Die senkrechte Linie

gibt den Mittelwert der Population mit 155 μ an, die Kreuze die Mittel der einzelnen Linien. In diesen Linien wurde nun Selektion ausgeübt. Und dabei zeigte sich wiederum, daß sie gänzlich erfolglos blieb. Wurden die Nachkommen unter identischen Bedingungen gehalten, so erhielten sie nach Plus- wie Minusabweichern dieselbe Größe, z. B. in einem bestimmten Versuch:

Mittlere Größe der Nachkommen Plusabweicher: $114{,}7 \times 33{,}9$ μ
„ „ „ „ Minusabweicher: $116{,}9 \times 36{,}1$ μ

In allen Versuchen wurden Johannsens Ergebnisse auf das schönste bestätigt gefunden.

Wir hatten oben schon gesagt, daß in diesen Versuchen zwar der Begriff der reinen Linie nicht so vollständig genau angewandt war, daß aber trotzdem re vera etwas den reinen Linien Analoges vorlag. Und das hat noch einen viel weiteren Geltungsbereich. Es ist bekannt, daß die Systematiker als niederste Kategorie spezifisch verschiedener Formen die elementaren Arten betrachten, von denen sich innerhalb einer guten Spezies eine sehr große Zahl finden können, z. B. mehrere Hundert bei der Pflanze Draba verna. Diese Elementararten treten nun sehr oft, wenn auch nicht immer, an verschiedenen Lokalitäten auf und sind dann als Lokalrassen zu bezeichnen[1], wohl zu unterscheiden von den Standortsvarietäten (Lebenslagevariationen). Letztere können, wie wir ja oben für die Coloradokäfer zeigten, durch identische äußere Bedingungen in einander übergeführt werden, erstere aber sind erblich konstant. Natürlich läßt es sich von vornherein nicht sagen, ob die vom Systematiker unterschiedenen Elementararten ersterer oder letzterer Kategorie angehören. Das kann nur das Vererbungsexperiment entscheiden. Wenn der moderne Säugetier- und Vogelsystematiker für jedes Flußgebiet eine eigene wohlcharakterisierte Lokalform einer Art feststellt (Matschie), wenn in einem jeden unserer Alpenseen die Felchen eine typische Verschiedenheit zeigen (Hofer), wenn etwa das gleiche für

[1] Das schwankende Verhältnis zwischen Elementarart und Varietät sei hier aus dem Spiel gelassen. Für Erblichkeitsfragen ist es zunächst belanglos. Alle diese systematischen Kategorienbezeichnungen werden ja in verschiedenem Sinn gebraucht, sodaß es keine allgemein gültige Definition gibt.

die Daphniden in verschiedenartigen Teichen und Seen gilt (Wesenberg-Lund) oder für die einzelnen Laichschwärme des Herings (Heincke), so kann es sich dabei um eben so viele Elementarten, handeln wie um Lebenslagevariationen. In manchen Fällen hat das Experiment das letztere erwiesen, wie aus unseren obigen Erörterungen über den Coloradokäfer hervorgeht, in anderen aber auch ersteres. So sind nach Woltereck die Standortsvarietäten der Daphnien, wenigstens zum Teil, erbliche Lokalrassen oder Elementararten, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sich viele der vom Systematiker unterschiedenen Elementararten auch im Experiment als solche erweisen werden, wie das für das Pflanzenreich ja auch bereits in ganz anderem Maße als fürs Tierreich geschehen ist.

Es ist nun klar, daß sich Elementararten in ihren Erblichkeitsverhältnissen im großen Ganzen wohl ähnlich verhalten werden, wie reine Linien. Da wo sie wirklich Lokalrassen darstellen, ist anzunehmen, daß ihre Individuen vielfach genotypisch identisch sind. Wo die Elementararten allerdings örtlich gemischt leben, muß das nicht zutreffen, wird es aber trotzdem vielfach tun. Denn das was die Einheit stören könnte, die Kreuzung, ist, wie wir später erfahren werden, jedenfalls wirkungslos. Und so werden wir in den Fällen, wo sich die Elementararten durch qualitative, leicht unterscheidbare Merkmale, wie Farbe oder Zeichnung unterscheiden, ohne Schwierigkeit mit genotypisch einheitlichen Beständen arbeiten können, ohne daß Selbstbefruchtung vorliegt. Natürlich muß dann eine besonders eingehende Analyse des Materials vorangehen, die jede einzelne Variante auf ihre Erblichkeit zu prüfen hat. Bei quantitativen Merkmalen, die die Elementararten unterscheiden, ist die Schwierigkeit in Anbetracht der transgressiven Variabilität eine viel größere. Wie sie unter Umständen durch gründliche Analyse überwunden werden kann, haben wir oben bei Heinckes Heringsuntersuchungen gesehen; dort war ja für jedes Individuum die Möglichkeit eröffnet worden, seine Zugehörigkeit zu einer bestimmten Elementarart (oder Standortsvarietät?) zu erkennen. Und so werden wir also, ohne über echte reine Linien zu verfügen, doch mit prinzipiell identischem Material, genotypisch einheitlichen Elementararten, vielfach arbeiten können.

Wie wirkt nun die Selektion innerhalb eines solchen Materials? Schon de Vries[1] hatte an ihrer Wirksamkeit gezweifelt und besonders Heincke im Anschluß an seine Heringsstudien den Schluß gezogen, daß innerhalb einer Elementarart — und als solche betrachtete er ja seine Heringsrassen — eine Selektion unwirksam sein müsse. Setzen wir Elementarart prinzipiell gleich reiner Linie, so hatte Heincke im wesentlichen bereits Johannsens Resultat vorweggenommen; aber er hatte es nur erschlossen, nicht bewiesen, da ja die Heringsrassen dem Experiment nicht zugänglich sind, eine Lücke, die er selbst klar hervorhob. Es liegen aber jetzt auch Versuche vor, die für ein derartiges Material Johannsens Schlüsse vollinhaltlich bestätigen. Als Beispiel können uns etwa die schon mehrfach erwähnten Schmetterlinge, die Nonne Lymantria monacha dienen. Stellen wir uns von ihr aus einem großen Material einer Population von ein und derselben Lokalität — wir betrachten also ein Beispiel, bei dem die Elementararten nicht Lokalrassen sind — eine Variationsreihe nach der Flügelfärbung zusammen, so können wir, wenn wir nicht zu viele Variationsklassen annehmen, nebenstehend abgebildete (Fig. 51) Reihe erhalten. Sie führt, wenn wir nur die Vorderflügel jetzt berücksichtigen, von fast weißen Individuen mit kaum angedeuteten schwarzen Zackenbinden durch alle Übergänge Schritt für Schritt zu vollständig gleichmäßig samtschwarzen Formen. Wählten wir nun aus dieser Population ein schwarzes Paar aus[2] und benutzten es zur Nachzucht, also einen Plusabweicher, so erhielten wir in der nächsten Generation nur noch die Variationsreihe ziemlich dunkler bis ganz dunkler Individuen, die oben in Fig. 13 S. 21 abgebildet sind, wo sich auch die Zahlenverhältnisse

---

[1] Wir reden hier natürlich nicht von allgemeiner, besonders philosophischer Kritik der Selektionslehre, die für unsere biologische Darstellung eigentlich wertlos ist.

[2] Der Systematiker unterscheidet die dunkle Form je nach ihrer Dunkelheit als aberr. nigra, eremita, atra. Mit diesen Bezeichnungen ist aber nur eine Sammlungsetikette gegeben, da sie, wie so häufig, so auch hier, nicht auf die fluktuierende Variabilität Rücksicht nehmen. Aus der Unterscheidung einer Aberration durch den Sammler folgt also ohne Kontrolle durch die Zucht noch nicht, daß sie auch eine Elementarart, oder auch nur eine Standortsvariation darstellt.

Fig. 51.
Zehn eine Reihe bildende Variationstypen der Gesamtart Lymantria monacha.

der Variabilität verzeichnet finden. Wir könnten also glauben, einen Selektionserfolg erzielt zu haben. Züchten wir diese Formen aber weiter, so bleiben sie auch in den folgenden Generationen rein. In Wirklichkeit haben wir aber nicht eine Zuchtwahl innerhalb der fluktuierenden Variabilität ausgeübt, sondern haben eine der erblich konstanten Elementararten, die dunkle Aberration, herausgegriffen und rein weitergezüchtet. Führen wir nun aber innerhalb dieser Variationsreihe von S. 21 Selektion aus, indem wir die ganz schwarzen Plusabweicher oder die mit reichlichem Weiß durchsetzten Minusabweicher zur Nachzucht wählen, so erhalten wir in der nächsten Generation wieder genau die gleiche Variationsreihe, d. h. innerhalb dieser Elementarart ist die Selektion ebenso wenig typenverschiebend wie in einer reinen Linie.

Von diesem Versuch liegen aber noch nicht so viele Generationen vor als nötig sind, um ein derartiges Resultat absolut sicher zu stellen. Das ist aber in hohem Maß der Fall bei den Experimenten Towers am Coloradokäfer, von denen wir schon so oft gehört haben. Was zunächst den scheinbaren Selektionserfolg in einer Population durch Auswahl von auf der Plus- oder Minusseite liegenden Elementararten betrifft, so trat er hier genau so in Erscheinung, wie bei den anderen Beispielen. Wurden z. B. bei Leptinotarsa decemlineata möglichst helle und möglichst dunkle Paare ausgesucht und gelang es dabei, Elementararten in die Hand zu bekommen[1], so ergaben sie in der nächsten Generation eine kleine Variationskurve an der Grenze derer der Population, ebenso wie wenn wir oben in dem Langschen Schema die Linien *A* oder *Z* ausgewählt hätten. Sie blieben dann auch 8 Generationen hindurch konstant. Nebenstehende Fig. 52 zeigt den Ausfall des Versuchs an den Variationskurven jeder Generation. In der ersten Generation sehen wir die Kurve der Population; die großen schwarzen Punkte

[1] Diese Elementararten sind hier äußerlich nicht von gewissen fluktuierenden Varietäten einer anderen Elementarart zu unterscheiden. Die Bedeutung dieses Punktes wird erst in einer der nächsten Vorlesungen klar werden, ebenso ob die in den nächsten Zeilen gegebene Interpretation der Towerschen Befunde die richtige ist. Die später zu gebende etwas abweichende Interpretation ändert aber nichts an der Bedeutung der Tatsachen.

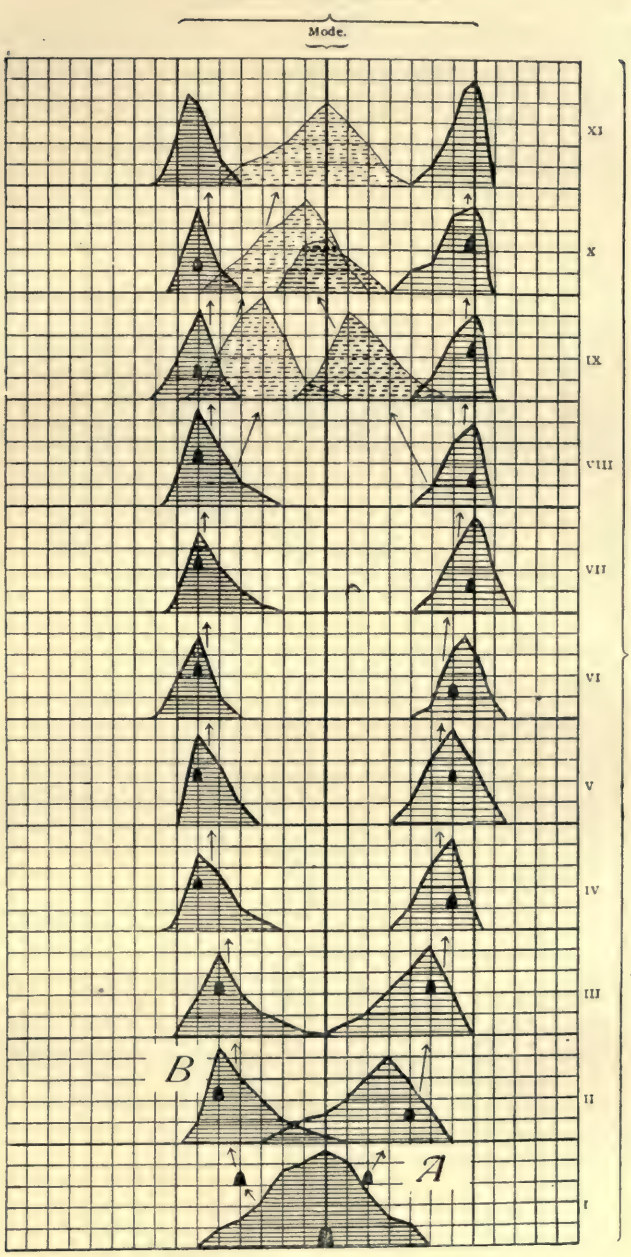


Fig. 52.

Selektionsversuch beim Coloradokäfer mit erblichen Varianten (Elementararten) in 8 Generationen. *AB* die ausgewählten Plus- resp. Minusabweicher, die Marken bezeichnen die Stellen der Auswahl. Nach Tower.

bedeuten die Stellen der Auswahl, wobei nach rechts die melanistischen, links die albinistischen Variationen liegen. Die Kurven der folgenden Generationen sind dann die der ausgewählten Elementararten. Sie zeigen, daß die Selektion maximal eine Verschiebung bis zur äußersten Grenze der normalen Variabilität der Population erzielt, wie es das Prinzip der reinen Linien verlangt. Aber auch die Unmöglichkeit der Selektion innerhalb einer Elementarart konnte gezeigt werden. Nebenstehende Fig. 53 gibt in gleicher Weise die Kurven für einen innerhalb 11 Generationen fortgesetzten Selektionsversuch, bei dem immer Tiere ausgewählt waren, bei denen die beiden mittleren Flecken des Halsschildes (s. oben Fig. 12) hinten verschmolzen waren. Man sieht, wie im Rahmen geringer, durch die Lebenslage bedingter Schwankungen die fortgesetzte Selektion ergebnislos blieb.

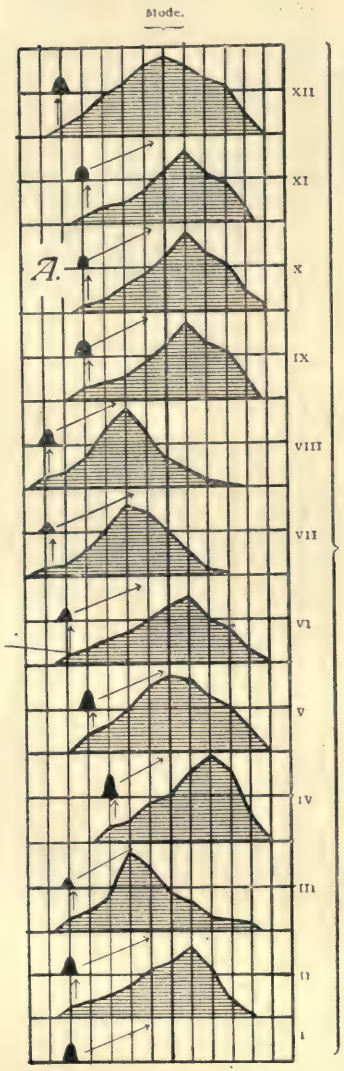


Fig. 53. Selektionsversuch in 12 Generationen mit nicht erblichen Varianten beim Coloradokäfer. Die Kurven kehren stets zum Mittel der Population zurück. Nach Tower.

Schließlich sei nun auch noch ein Versuch erwähnt, der sich auf höhere Tiere bezieht, nämlich auf Hühner. Bei ihnen betrachtete Pearl den Charakter Fruchtbarkeit, den Pearsons statistische Untersuchungen schon als erblichen Faktor erwiesen hatten, in Bezug auf sein Verhalten bei Selektion. Er wählte 12 Jahre hindurch die Nachkommen von Hennen aus, die im ersten Jahre 160 und mehr Eier gelegt hatten (das Mittel ist 125) und gepaart waren mit Hähnen, deren Mütter

über 200 legten. Trotzdem wurde eine Steigerung der Fruchtbarkeit nicht erzielt, auch keine Abnahme der Variabilität. Wurden einzelne 200-Eier-Leger in Bezug auf ihre Nachkommen geprüft, so zeigte sich, daß sie ebenfalls diese Fähigkeit nicht vererben. Also auch hier für die Zuchtwahl ein negativer Erfolg.

Es bestätigen also auch die an reinrassigem Material gewonnenen Resultate die Ergebnisse, die für die Selektion in reinen Linien gefunden wurden. Es könnte somit scheinen, daß erwiesen ist, daß die Zuchtwahl nicht im stande ist Neues zu schaffen und daß damit der Darwinschen Lehre definitiv der Boden entzogen ist, ein Schluß, der in der Tat vielfach gezogen ist. Seine Berechtigung werden wir bald zu prüfen haben. Nehmen wir ihn als richtig an, so folgt aber daraus, daß eine allmähliche Umwandlung der Formen in andere eine Unmöglichkeit ist: Galtons Vererbungsgesetz, das die exakte Basis solcher Umwandlung liefern sollte, hat sich als unzutreffend erwiesen. Sollen wir uns nun mit dieser destruktiven Kritik begnügen, oder gibt es auch Positives, das an seine Stelle zu setzen ist? Die folgenden Vorlesungen sollen die Antwort darauf geben.

Siebente Vorlesung.

Die Sports im Pflanzen- und Tierreich.

Schon in der letzten Vorlesung begegneten wir dem Begriff der Elementarart. Wenn wir ihn einerseits in Beziehung setzten zu den reinen Linien Johannsens, andererseits zu den guten Arten der Systematik, so dürfen wir es uns dabei nicht verhehlen, daß alle derartigen Begriffe in hohem Grad willkürliche sind und vor allem von dem derzeitigen Stand der Kenntnisse abhängen. Was früher als Linnésche Art die niederste systematische Kategorie darstellte, wurde später mit fortschreitender Erkenntnis in Unterarten eingeteilt, diese unter Umständen wieder in Elementararten und schließlich Varietäten. Und es ist durchaus nicht sicher, daß alle als solche erkannten Elementararten und Varietäten schon die niederste Stufe systematischer Kategorien

darstellen. Denn es kann z. B. eine nach morphologischen Gesichtspunkten unterschiedene Elementarart noch zusammengesetzt sein aus Formen mit verschiedenem erblichen Gehalt an Protein oder Fett, wie es sich bei der Zucht des Mais herausgestellt hat, und es ist durchaus nicht gesagt, daß dann ein weiterer unberücksichtigter Eigenschaftskomplex nicht zu weiterer Unterteilung führen muß. Dies zeigt, daß man auf die wirklich unverrückbare letzte Grenze systematischer Unterscheidung, auf die wirklichen Elementararten bei besonders reicher Gliederung innerhalb der Linnéschen Art unter Umständen — die in der Natur wohl nicht allzu häufig verwirklicht sind — erst stoßen wird, wenn man als Unterscheidungsmerkmal eine einzige erbliche Eigenschaft nimmt: die niedersten denkbaren systematischen Kategorien, die vielleicht auch verwirklicht sein werden, unterscheiden sich von einander durch den Besitz oder Nichtbesitz einer erblichen Einzeleigenschaft. Wir haben schon mehrmals davon gesprochen und werden den Hauptbeweis dafür bei der Bastardlehre erbringen, daß wir uns für die Vererbungsfragen die Organismen als aus einer Menge selbständiger Eigenschaften zusammengesetzt denken müssen. Wir können sie als die Elementareigenschaften bezeichnen oder, wie in englisch sprechenden Ländern üblich, als unit characters, als Einheitseigenschaften. Sie sind in der Gesamtheit der Vererbungsträger, der Erbmasse, als Einheiten repräsentiert, die wir mit Weismann Determinanten oder mit Johannsen die Gene nannten. Der geringste Unterschied aber zwischen zwei Erbmassen oder in der schon benutzten Nomenklatur der geringste genotypische Unterschied zweier Organismen bezieht sich also auf eine Elementareigenschaft. Damit ist aber auch gesagt, daß die Frage der Artbildung, an die wir mit dem Schluß der letzten Vorlesung herankamen, in letzter Linie auf die Frage hinausläuft, wie neue Einheitseigenschaften entstehen. Die Darwinsche Antwort, daß sie durch Zuchtwahl allmählich herausgebildet werden — wenn dies, wie meist angenommen wird, wirklich Darwins Anschauung war — hatten wir als mit den Experimentaltatsachen unvereinbar aufgeben müssen. Entstehen sie also nicht allmählich, so müssen sie plötzlich erscheinen und zwar aus Ursachen, die nichts mit der Selektion zu tun haben. Und diese Anschauuung der plötzlichen, sprunghaften Bildung der

Elementararten ist es, die sich in der Neuzeit unter dem Namen der Mutationstheorie die biologischen Wissenschaften erobert hat.

Das Beobachtungsmaterial, von dem diese veränderte Auffassung ausgeht, ist zum Teil durchaus nicht neu. Es besteht aus den Beobachtungen der Tier- und Pflanzenzüchter, welche zeigen, daß gelegentlich in ganz reinen Zuchten einzelne Individuen abweichender Beschaffenheit auftreten, und diese Abweichung, der neue Charakter, ist von Anfang an erblich. Unter dem Namen Sports oder Sprungvariationen ist diese Erscheinung bekannt. Es ist klar, daß Darwin, der ja nicht nur selbst züchtete, sondern in großem Maßstabe auch die Erfahrungen der Züchter sammelte und verwertete, nicht an diesen Tatsachen vorüber ging. Im Gegenteil hat er einen beträchtlichen Teil der verbürgten Fälle zusammengetragen und analysiert. Das Hauptinteresse konzentriert sich nun aber auf die Frage, welche Bedeutung er den Sprungvariationen, von ihm single variations genannt, für die Artbildung zuerkannte. Und da ist es von höchstem Interesse, daß diese Wertschätzung ursprünglich gar keine geringe war. In den ersten Entwürfen zur Abstammung der Arten, die 15 und 17 Jahre vor deren Erscheinen geschrieben sind und die vor kurzem wieder entdeckt wurden, finden sich dafür sehr bemerkenswerte Belege. So heißt es an einer Stelle: „Es ist bekannt, daß solche Sports in einigen Fällen die Stammeltern unserer domestizierten Rassen geworden sind; und wahrscheinlich sind ebensolche auch die Stammeltern vieler anderer Rassen geworden, besonders solcher, die in gewissem Sinn als erbliche Monstra bezeichnet werden können; z. B. wo ein überzähliges Glied vorhanden ist oder alle Extremitäten verbogen sind (wie beim Anconschaf) oder wo ein Teil fehlt, wie bei den kurzsteißigen Hühnern und schwanzlosen Hunden oder Katzen.“ . . . „und bei vielen unserer domestizierten Rassen wissen wir, daß der Mensch durch allmähliche Zuchtwahl und geschicktes Ausnützen plötzlicher Sports alte Rassen beträchtlich verändert und neue hervorgebracht hat.“ Vor allem aber bei Besprechung der Schwierigkeit, die die langsame Entstehung mancher Organe durch Zuchtwahl bietet, bekanntlich der Haupteinwurf, den später seine Gegner der Zuchtwahllehre machten, und den die Mutationstheorie ja glücklich überwindet: „Wie im Zustand der Domestikation

Bauveränderungen ohne jede fortgesetzte Zuchtwahl auftreten, die der Mensch für sehr nützlich hält oder ihnen Kuriositätswert zuerkennt . . ., so mögen vielleicht in der Natur manche kleine Veränderungen, die gewissen Zwecken gut angepaßt sind, als ein von den Fortpflanzungsorganen ausgehendes Geschehen[1] entstehen und von Anfang an in vollem Umfang weiter vererbt werden ohne lang andauernde Zuchtwahl kleiner Abweichungen in der Richtung dieser Eigenschaft." Wieder an einer anderen Stelle nimmt er die Sports für die Bildung neuer Tierformen auf isolierten Inseln in Anspruch, kurzum er erkennt ihnen einen nicht unbeträchtlichen Wert für die Artbildung zu. 15 Jahre später ist er allerdings von solcher Anschauung zurückgekommen und läßt die sprunghafte Variation nicht mehr als für die Artbildung in Betracht kommend gelten. Und so kommt es, daß in der nachdarwinschen Zeit sich nur vereinzelte Stimmen erhoben, sie zur Grundlage des Artbildungsproblems zu erheben. Auf zoologischer Seite ist es vor allem Bateson, der seine Opposition gegen die allmähliche Umwandlung der Arten in Darwinschem Sinne schon im Titel seines Buches „Materialien zum Studium der Variation, speziell im Hinblick auf die Diskontinuität bei der Entstehung der Arten" zum Ausdruck bringt. Er stellte eine Unmenge von Tatsachen hauptsächlich aus dem Gebiete der von ihm sogenannten meristischen Variation zusammen. Darunter versteht er vor allem die Zahlenvariation von in Mehrzahl vorhandenen Organen, zum Beispiel beim Menschen Sechsfingrigkeit gegenüber Fünffingrigkeit. Diese Variabilität ist nun in allen Fällen diskontinuierlich, nicht durch Übergänge mit dem Ausgangspunkt verbunden und diese Variationen erscheinen trotzdem ebenso vollständig und normal. Daraus muß aber geschlossen werden, daß die Diskontinuität der Arten auch hervorgeht aus der Diskontinuität der Variation. Allerdings finden die eigentlichen Sports der Züchter bei Bateson weniger Beachtung.

Unter den Botanikern darf Korschinsky das Recht beanspruchen, die meisten Erfahrungstatsachen gesammelt zu haben, die sich auf sprungweise Entstehung von Pflanzenformen beziehen, die er Hetero-

[1] Wir würden jetzt sagen, als genotypische Veränderung innerhalb der Erbmasse oder als Mutation.

genesis nannte. Er stellte fest, daß sie nicht gar zu selten auftritt und alle möglichen Pflanzenteile betreffen kann. Auch kann sie in den verschiedensten Richtungen eintreten und ebensogut einen Fortschritt wie einen Rückschritt bedeuten, wie indifferent sein. Alle diese heterogenetischen Abweichungen, d. h. Mutationen, sind erblich konstant, wiewohl sie gewöhnlich nur in einem einzigen Exemplar entstehen. Die Ursache ihrer Entstehung muß aber in irgend einer Veränderung der Geschlechtsprodukte der Mutterpflanze beruhen. Auf Grund all seines Materials an Beobachtungstatsachen kommt Korschinsky zum Schluß, daß alle neuen pflanzlichen Kulturvarietäten (natürlich abgesehen von Bastarden), deren Entstehung wirklich beobachtet ist, auf dem Wege plötzlicher Abweichung entstanden sind. Und er bezweifelt nicht, daß auch in der Natur die Arten ebenso durch Sprünge sich entwickelt haben, zieht auch eigens die Sports auf zoologischem Gebiet zum Beweis an.

Aber auch diese Sammlungen von Tatsachenmaterial hätten wohl nicht leicht der Mutationslehre einen berechtigten oder gar bevorzugten Platz neben der Darwinschen Lehre der allmählichen Artumwandlung gesichert. Ihren Erfolg verdankte sie erst der planmäßigen experimentellen Erforschung, die de Vries den Erscheinungen der Mutation angedeihen ließ. Sein an Beobachtungen und Experimenten zur Frage der Variabilität, Selektion, Mutation, Bastardierung überreiches Werk bildet zweifellos die Grundlage der modernen Artbildungslehre. Ehe wir aber daran gehen, seine Versuche zu besprechen und die daran anschließenden Probleme und ihre bisher vorliegende experimentelle Bearbeitung zu studieren, wollen wir uns einige der vor und nach Darwin bekannt gewordenen Sports aus dem Tier- wie Pflanzenreich betrachten, um zu sehen, nach welchen Seiten derartige Sprünge erfolgen und wie weit sie vom Normalen wegführen können und beginnen im Anschluß an Korschinsky mit einigen Fällen aus dem Pflanzenreich.

Eine gewisse Berühmtheit hat die Entstehung der Form Chelidonium laciniatum, bei dem die Blätter tief fiederteilig sind (Fig. 54), aus dem gewöhnlichen Schöllkraut Chelidonium majus erlangt. Sie erschien plötzlich unter den gewöhnlichen Pflanzen im Jahre 1590 im Garten des Apotheker Sprenger in Heidelberg. Er sandte ihre Samen

an alle bekannten Botaniker seiner Zeit, wie Caspar Bauhin, die alle daraus die laciniatum-Form erzogen, die sich immer als konstant und samenbeständig erwies. Sie breitete sich, ohne je etwa wildwachsend gefunden worden zu sein, im Laufe von 150 Jahren in den botanischen Gärten aus und verwilderte auch von hier aus. Sie verhält sich auch jetzt noch völlig wie eine gute Art. „Und doch ist das erste Exemplar derselben aus dem Samen einer anderen Art ausgewachsen und die neue

A *B*

Fig. 54.
Chelidonium majus (*A*) und seine Mutation Ch. laciniatum (*B*). Nach De Vries.

Art entstand aus einer anderen mit einem Schlage, mit konstanten Merkmalen und fester Vererbungskraft; sie entstand vollkommen ausgebildet und abgeschlossen wie Pallas Athene in voller Rüstung aus dem Haupte Zeus hervorgegangen ist."

Diesem Fall des Schöllkrautes läßt sich am Besten das Verhalten mancher Farne wie Scolopendrium vulgare zur Seite stellen. Hier finden sich eine ganz außerordentliche Zahl von Variationen der Blattspreite vor (Fig. 55), welche innerhalb der Art Hunderte von Formen

unterscheiden lassen, die besonders aus England bekannt sind. Eine jede vererbt aber diese Eigenschaften. Wenn, was häufig vorkommt, ein und dasselbe Blatt aus ungleich geformten Teilen besteht, vererbt jeder Teil durch die an ihm gebildeten Sporen seine Eigentümlichkeit.

Fig. 55.
Blattmutationen des Farns Scolopendrium vulgare. 1 die typische Form. Nach Lowe aus Thomson.

(Aus den ungeschlechtlich erzeugten Sporen gehen die Farne ja erst wieder durch Vermittlung einer Geschlechtsgeneration hervor, sodaß auch mittels der Sporen indirekt eine reine geschlechtliche Vermehrung statthat). Die einzelnen Blattvariationen stellen also eben so viele sprungweise entstandenen Elementararten dar.

Bemerkenswert ist auch der Fall der italienischen Pappel, deren erstes Entstehen auf dem Wege einer Sprungvariation von der Schwarzpappel aus höchst wahrscheinlich, wenn auch nicht erwiesen ist. Sie wird von jeher in Italien kultiviert und wurde von da aus überall hin geführt. Es ist aber bisher nicht gelungen, irgendwo ihre Heimat zu entdecken, und da sie ausschließlich im männlichen Geschlecht vorkommt und auf ungeschlechtlichem Wege weiter vermehrt wird, so muß man annehmen, daß sie einmal als Mutation in einem einzigen männlichen Exemplar entstand. Es ist ja überhaupt besonders häufig der Fall, daß die Sprungvarietäten in nur einem Exemplar auftreten (single variations!).

Am besten bekannt sind natürlich die Fälle, in denen es sich um Kulturpflanzen handelt, ist es doch wahrscheinlich, daß die unendliche Fülle der Gartenvarietäten, abgesehen von der Bastardierung, ausschließlich so entstanden sind. Nicht immer liegen aber zuverlässige Angaben über das erste Auftreten einer Varietät vor. Da aber, wo es bekannt ist, zeigt sich, daß alle Teile der Pflanze in den verschiedensten Richtungen an der Mutation teilnehmen können. So kann die Veränderung sich z. B. auf den ganzen Wuchs und Habitus beziehen. Es gab in der Mitte des vorigen Jahrhunderts die gewöhnliche Cypresse, die ja pyramidenförmigen Wuchs hat, einer Varietät den Ursprung, der var. cereiformis, deren Stamm nur von kleinen, nach oben gerichteten Zweigen bedeckt ist, sodaß der Baum den Habitus einer sich nach oben verjüngenden Säule erhält, deren Durchmesser bei einem Exemplar von 12 m Höhe nur 60 cm beträgt. Aus ihren Samen entstand nur die gleiche Form. In anderen Fällen bezieht sich die Veränderung auf die Blätter; für ihre Gestaltsveränderung haben wir schon ein Beispiel angeführt, ein anderes beziehe sich auf die Blattfarbe. Besonders die sogenannten Blutbäume, wie die Blutbuche, gehören hierher. Wenn auch für diese gerade der Ort ihres unvermittelten Auftretens bekannt ist, so wurde der betreffende einzelne Baum doch nur als anwesend festgestellt, nicht aber in seiner Entstehung beobachtet. Für die entsprechende Form der Berberize, Berberis vulgaris var. atropurpurea ist aber auch dieses der Fall; sie entstand im Anfang des vorigen Jahrhunderts in Versailles unter den Sämlingen der gewöhnlichen Berberize und gab seitdem reine blutblättrige Nachkommenschaft.

Am meisten Beachtung haben natürlich die Sprungvariationen in Form und Farbe der Blüten gefunden, und es gibt unter den Gartenvarietäten eine beträchtliche Zahl, deren Herkunft bekannt ist. Um nur einen der vielen Fälle der gefüllten Blumen zu erwähnen, so beobachtete Lambotte in Paris im Jahre 1853 die Entstehung gefüllter Petunien. Unter einer gewöhnlichen Aussaat fand er ein Exemplar mit besonders großen Blüten, deren Staubfäden zur Hälfte in Kronblätter verwandelt waren und die sich auch durch andere Färbung auszeichneten. Durch Benutzung ihres Pollens zur Weiterzucht konnte er dann eine gefüllte Rasse isolieren. Übrigens spielte auch in de Vries bald zu besprechenden Versuchen die Erzeugung eines gefüllten Chrysanthemum segetum eine Rolle. Endlich noch ein Beispiel über eine Mutation am Samen. Godron fand 1860 unter einer Stechapfelaussaat gleicher Herkunft ein Exemplar mit einer stachellosen Samenkapsel und bei Weiterzucht erhielt sich das Merkmal in 13 kontrollierten Generationen konstant. Diese Beispiele mögen genügen, den Satz Korschinskys zu illustrieren, daß es den Gärtnern so selbstverständlich ist, daß ihre Varietäten auf diesem Wege der Mutation entstehen, daß sie es gar nicht weiter erwähnenswert halten. Es stimmt damit ja auch überein, daß die neuesten Formen am ehesten in großen Züchtereien gefunden werden, die mit großen Massen arbeiten. Und um mit den pflanzlichen Sports abzuschließen, braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden, daß, seitdem man im Gefolge von de Vries' Mutationstheorie besonders darauf achtet, zahlreiche weitere Beobachtungen, bekannt wurden; so berichtet de Vries selbst über die Mutationen, die bei dem berühmten kalifornischen Züchter Burbank entstanden, und die Svalöfer Botaniker beobachteten Mutationen in ihren Getreidelinien ebenso wie Johannsen bei seinen reinen Linien der Bohnen.

Werfen wir nun auch einen Blick auf einige solche Sports im Tierreich, die als Beobachtungstatsachen festgestellt wurden. Wir werden da allerdings von vornherein nicht erwarten dürfen, allzuviel Material vorzufinden; denn Beobachtungen an nicht domestizierten Tieren sind natürlich noch viel schwieriger und unzuverlässiger als bei wilden Pflanzen. Die domestizierten Tiere sind aber an Zahl der Arten den

domestizierten Pflanzen beträchtlich unterlegen, sind es doch weniger als hundert, während allein ein einziger großer Pflanzenzüchter wie Luther Burbank 2500 Arten kultivierte, gar nicht zu reden von der gar nicht in Vergleich zu setzenden Individuenzahl. Mit der Anwendung indirekter Schlüsse muß man aber im Tierreich noch vorsichtiger sein wie im Pflanzenreich, da z. B. das Erscheinen einer vorher unbekannten Form von einem gewissen Zeitpunkt ab nur bei wirklich in Massen untersuchten Formen ihr vorheriges Nichtvorhandensein sicher erscheinen läßt. Natürlich dürfen wir auch hier nur dann von einer Mutation reden, wenn ihre Erblichkeit festgestellt ist. Sicher wäre manche Mutation mehr z. B. aus dem so fleißig studierten Reich der Insekten bekannt, wenn nicht der Züchter hier meist auch Sammler wäre, der eine unvermutet auftretende „Aberration" sofort, ehe sie sich fortgepflanzt hat, in seine Sammlung steckt, damit das kostbare Exemplar sich nicht bei der Kopula verletzt. So ist ein interessanter mehrfach beobachteter Fall das Fehlen der „Augen" bei Schmetterlingen mit charakteristischen Augenflecken wie dem Tagpfauenauge, deren künstliche Erzeugung im Temperaturexperiment wir schon kennen lernten. So lange aber die Erblichkeit nicht festgestellt ist, kann es eben so gut auch eine extreme Variation oder ein embryonaler Defekt sein. Dasselbe gilt von der merkwürdigen Aberration ab. Daubi des mittleren Weinschwärmers Chaerocampa elpenor, die Herr Schmidt in Fürth im Jahre 1908 aus einer normalen Zucht in 2 Exemplaren erhielt, und solcher Fälle ließen sich genügend aufzählen. Aber gerade aus dem Reich der Schmetterlinge können wir auch eine Form nennen, die zuverlässig in neuerer Zeit in freier Natur als Mutation entstanden ist, zuverlässig, obwohl ihr erstes Auftreten unbekannt ist, da sie noch jetzt im Zuchtexperiment sich neu bildet. Von Norden her vordringend breitet sich in Deutschland die schwarze Aberration der Nonne aus, die früher gänzlich unbekannt war. Wenn auch ihr erstes Auftreten sich nicht genau feststellen läßt, so erweist sie sich trotzdem dadurch mit Sicherheit als Mutation, daß sie auch in Zuchten mit rein weißen Faltern öfters in einzelnen Exemplaren auftritt und zwar gelegentlich in recht charakteristischer Weise, worüber aber hier nicht näher berichtet werden kann. Dasselbe gilt von der schwarzen Varietät doubledayaria des Birken-

spanners Amphidasys betularius, den Standfuss ebenfalls als Mutanten entstehen sah, wie noch von anderen Melanismen. Aus jüngster Zeit ließen sich hier vielleicht noch die Mutanten erwähnen, die Woltereck in Daphnienkulturen erhalten haben will, über die aber noch nicht genügend ausführliche Mitteilungen vorliegen.

Von in neuerer Zeit aus freier Natur festgestellten Mutanten seien nun noch die Mutationen des schon so oft erwähnten Coloradokäfers

Fig. 56.

Mutationen beim Coloradokäfer. *a* L. undecimlineata, *b* ihr Mutant angustovittata, *c* der Mutant melanothorax von L. multitaeniata, *d* L. decemlineata mit ihren Mutanten, *e* tortuosa und *f* defectopunctata nach Tower.

aufgeführt, weil sie uns später noch des Näheren beschäftigen werden, da auch ihre Erzeugung im Experiment geglückt ist. So zeigt nebenstehende Fig. 56 in *d* die Form Leptinotarsa decemlineata, und in *f* und *e* die aus ihr entstehenden Mutanten defectopunctata und tortuosa, besonders letztere charakteristisch durch die Verschmelzung der Längsstreifung auf den Flügeldecken. *a* aber zeigt die Art L. undecimlineata mit ihrem gänzlich abweichenden Mutant angustovittata (*b*). Es braucht

wohl nicht besonders bemerkt zu werden, daß all diese Mutationen völlig erblich konstant sind.

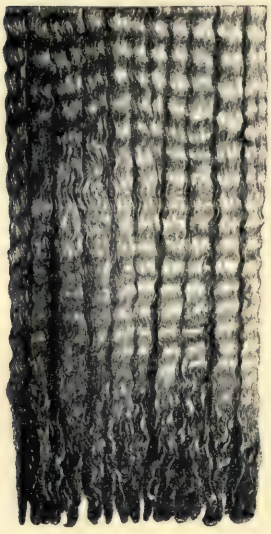


Fig. 57.
Mauchampwolle nach Settegast.

Fig. 58.
Merinowolle nach Settegast.

Die altbekannten Fälle beziehen sich im Tierreich aber auch ähnlich wie im Pflanzenreich auf die Kulturformen, von denen mancherlei Sports im Lauf der Zeit registriert sind; eine ganze Reihe von ihnen hat ja bereits Darwin aufgezählt und ihnen dadurch eine gewisse Berühmtheit gesichert. Einer der bekanntesten ist das Ancon- oder Otterschaf. Im Anfang des vorigen Jahrhunderts fiel in Nordamerika in einer kleinen Schafherde, bestehend aus einem Bock und einem Dutzend Lämmern unter lauter normalen Tieren ein männliches Lamm, das durch seinen langen Rücken und seine krummen Beine an einen Dachshund erinnerte. Da die dort gezüchteten Schafe gern ihre Hürden übersprangen, brachte der Farmer Seth Wright diesen Bock zur Fortpflanzung in der Hoffnung, daraus eine Rasse zu ziehen, der jener Fehler nicht anhaftete. In der Tat waren die Nachkommen, die der Anconbock mit einem gewöhnlichen Schaf erzeugte, entweder reine Anconschafe oder solche der Ausgangsrasse[1], sodaß eine reine Anconrasse erhalten werden konnte, die so lange

[1] Die Bedeutung dieser „Spaltung“ in die Elternformen wird uns bei Betrachtung der Bastardierung klar werden. Die vielfach angezweifelte Entstehungsgeschichte dieses Tieres wurde erst kürzlich wieder durch einen neuentdeckten zeitgenössischen Bericht bestätigt.

auch sich praktisch bewährte, bis ihre Zucht durch Einführung der sanftmütigen Merinos überflüssig wurde.

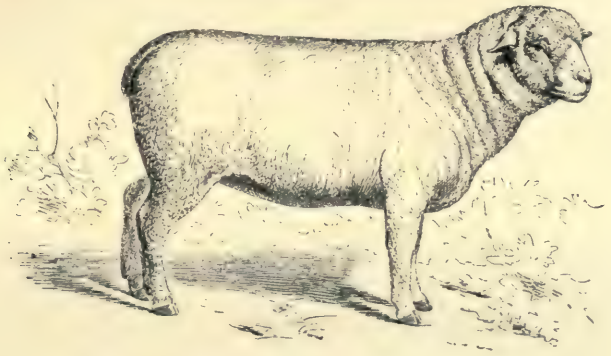


Fig. 59. Merinoschaf. Nach Settegast.

Noch bekannter ist vielleicht der Fall der Mauchampschafe. Der Züchter Graux auf dem Gut Mauchamp fand im Jahre 1828 in einer Merinoherde ein Bocklamm, das sich von allen anderen Tieren unterschied. Während die gewöhnliche Merinowolle, wie nebenstehende Figur 57 zeigt, ganz fein gekräuselt oder eingekerbt ist, war die Wolle

Fig. 60. Mauchampschaf. Nach Settegast.

dieses Schafs sehr lang, sanft wellig und von charakteristischem Seidenglanz (Fig. 58). Bei Paarung mit einem gewöhnlichen Merinoschaf

vererbte sich diese Eigentümlichkeit und blieb bei Reinzucht seitdem völlig konstant, sodaß eine besondere Rasse, die Mauchampschafe, erhalten wurde, die lange weiter kultiviert wurden und auch durch Bastardierung Verbesserungen erfuhren. Fig. 59 und 60 zeigen die beiden Rassen.

Um auch aus neuster Zeit einen Fall, wieder aus der Schafzucht zu nennen, seien die eigenartigen weißen Heidschnucken erwähnt, die außerdem auch hornlos sind und sich somit scharf von den echten

Fig. 61. Gewöhnliche Heidschnucke.

Heidschnucken unterscheiden, wie die nebenstehenden Abbildungen, Fig. 61 und 62, beweisen. Sie werden seit nicht langer Zeit in Herden kultiviert und wenn auch ihr allererster Ausgangspunkt nicht genügend bekannt ist, so kann es bei der engen Begrenzung des Zuchtgebietes der Heidschnucken keinem Zweifel unterliegen, daß sie von einem einzelnen Sport aus gezüchtet sind.

Als ein sehr charakteristischer, zu verschiedenen Zeiten in Rußland aufgetretener Sport seien sodann die einhufigen Schweine genannt, deren

Existenz nach Darwin schon seit Aristoteles bekannt ist und die seiner Ansicht nach öfters entstanden sind. Sie zeichnen sich dadurch aus, daß die beiden Zehen distal verwachsen sind, wie Fig. 63 im ganzen, Fig. 64 im Skelett, verglichen mit dem normalen Fuß, zeigt, sodaß eins der grundlegenden systematischen Merkmale der ganzen Ordnung, die Paarhufigkeit, wenn auch nicht aufgehoben (dazu müßte eine Zehe ausfallen) so doch verschleiert ist. Eine Zeitlang wurden solche Einhufersauen lebhaft gezüchtet, als vor Einführung der Eisenbahnen große

Fig. 62. Die hornlosen weißen Heidschnucken. Nach v. Lepel.

Herden weit weg getrieben wurden und sich dabei die Einhufer als bessere Wanderer erwiesen. Sie sollen außerdem auch nicht unter der Klauenseuche leiden. Später gingen die Zuchten wieder ein. Gelegentlich tritt aber der gleiche Sport wieder auf — wie dies auch von anderen Sprungvariationen des Tier- und Pflanzenreichs bekannt ist — und einen solchen fand im Jahre 1888 der Züchter v. Dunin-Kozicky auf. Er ließ sie von einem Yorkshire-Eber bespringen und erhielt zu je einer

Hälfte Nachkommenschaft genau nach den Eltern. Die Einhufer vererbten ihren Charakter aber rein weiter.

Oben bei den Heidschnucken begegnete uns bereits der Charakter der Hornlosigkeit und diese ist ein Sport, dessen Auftreten in sehr vielen Fällen bei Schafen wie Rindern beobachtet wurde und sich immer als erblich erwies. So weist Settegast auf einen Stamm hornloser Rinder in Gr. Kochberg bei Rudolstadt hin, der nach der Angabe seines Züchters von Stein von einer einzigen Kuh stammt, die in einem gehörnten

Fig. 63. Huf des Einhuferschweins von hinten. Nach v. Dabrowa.

Fig. 64. Fußskelett des gewöhnlichen (links) und Einhuferschweins. Nach v. Dabrowa.

Schlag ausnahmsweise hornlos gefallen war[1]. Und Prof. Pott berichtet, daß in der Kitzbüheler Gegend lange Zeit ein hornloser Rinderstamm gleicher Provenienz gezüchtet wurde, bis er durch Pinzgauer ersetzt wurde; solche Beispiele ließen sich aber noch viele anführen. Die gleiche Erfahrung hat man auch mit dem entgegengesetzten Fall,

[1] Es sei hier übrigens bemerkt, daß es Forscher gibt (Arenander), die annehmen, daß hier ein Rückschlag auf hornlose hypothetische Vorfahren zu sehen ist. Es gibt kaum einen Fall von Mutation im Tierreich, den man nicht so erklären wollte, ohne daß je stichhaltige Gründe beigebracht wurden.

der Verdoppelung der Hörner gemacht, die ebenfalls bei Schafen wie Ziegen gelegentlich als Sprungvariation auftritt und sich erblich erweist.

Um auch noch einen Fall aus einer ganz anderen Tiergruppe zu erwähnen, sei auf den schwarzschulterigen Pfau hingewiesen, der durch Darwins Mitteilungen berühmt wurde. Diese Vögel unterscheiden sich von dem gemeinen Pfau in der Färbung ihrer Schwungfedern zweiter Reihe, Schulterdeckfedern, Flügeldeckfedern und Schenkel. Darwin kennt 6 Fälle, in denen sie sich plötzlich in Herden gewöhnlicher Pfauen zeigten und sich dann als erblich konstant erwiesen und bemerkt dazu: „Bessere Zeugnisse für das erste Auftreten einer neuen Varietät lassen sich kaum beibringen." Und zum Schluß nun noch einen Fall der Neuzeit, der sich im Gegensatz zu den bisherigen morphologischen Befunden auch auf einen physiologischen Charakter bezieht: Arenander berichtete vor kurzem über das Auftreten einer Kuh in einem schwedischen Schlag, der sich durch reichliche, fette Milch auszeichnet, die nur ein Minimum an magerer Milch lieferte. Diese physiologische Eigentümlichkeit, die ihr Entdecker selbst als Mutation betrachtet, erwies sich aber als völlig erblich.

Die Sprungvariationen, von denen hier die Rede war, erwiesen sich im allgemeinen als ziemlich beträchtlich von dem Artcharakter abweichend und man könnte meinen, daß solche Sports doch nur ausnahmsweise zur Bildung neuer Formen führen. Die ganze Arbeit des Tierzüchters geht ja darauf hinaus, allmählich seine Rassen in bestimmter Weise zu verbessern, und bekanntlich erreicht er es auch. Wie schnell oder wie langsam er es erreicht, wird aber durch genau die gleichen Dinge bedingt, wie wir sie für die Selektion bei Pflanzen kennen lernten. Dort wurde durch einmalige Auswahl der Elementararten das Maximum des Zuchtwahleffekts nach Svalöfer Methode erzielt, hier wird das gleiche erreicht durch Auswahl nicht schon vorhandener, sondern neu entstehender Elementararten. Im Prinzip ist das natürlich das Gleiche. In der Züchtungskunde spielt nun die viel gerühmte und viel bekämpfte „Individualpotenz" eine beträchtliche Rolle. „Hier erscheint, um Beispiele anzuführen, ein durch Ausdauer und Schnelligkeit gleich hervorragendes Individuum in einer

Zucht von Pferden, der diese Vorzüge in solchem Grade bisher nicht eigen waren; dort wird in einer Rinderherde ein Individuum geboren, das von Jugend auf die Kennzeichen der Frühreife und leichten Ernährung so ausgeprägt an sich trägt, wie es nie zuvor in dieser Zucht vorgekommen ist. In einer Merinoherde wieder, deren Wollcharakter und Hautdichtheit nicht befriedigten, fällt ein Individuum, das sich im eminentesten Grade durch normalen Bau des Wollhaares und vollen Stapel hervortut, oder es taucht in einer Tuchwollherde ein Tier auf, das in höchster Vollendung mit allen wünschenswerten Eigentümlichkeiten einer schönen Kammwolle ausgestattet ist. So und ähnlich gestalten sich die Abweichungen. Irgend eine Besonderheit oder beachtenswerte Eigenschaft, die der Züchter entweder früher schon als der Pflege würdig erkannt hat, oder die er jetzt erst bei ihrem Erscheinen in der Herde in ihrer Wichtigkeit für die Zucht erfaßt, macht sich an einem aus der Menge auftauchenden Individuum bemerkbar. Es stammt von Eltern, die von dem Neuen ihres Kindes entweder nichts an sich trugen oder nur Andeutungen davon besaßen, es entspringt einer Zucht, die bis dahin Individuen dieser Art nicht aufzuweisen hatte. Und es erscheint ein zweites Individuum mit denselben oder auch nur ähnlichen Besonderheiten ausgestattet ohne sein Zutun nicht wieder. Erneute Kopulationen seiner Eltern reproduzieren den gewöhnlichen Herdencharakter. Die dem Günstling eigene, über das gewöhnliche Maß hinausragende Vererbungskraft, die in ihm ruhende Individualpotenz läßt eine Deszendenz auftreten, in der sich sein Bild wiederspiegelt und die bei zweckmäßiger züchterischer Behandlung der ganzen Zucht einen neuen Impuls gibt. So kann das durch Neubildung der Natur bevorzugte Individuum der Begründer neuer Zuchten, Stämme, Rassen werden. In kürzester Zeit vermag dann der Züchter durch zweckmäßige Benutzung eines solchen Tieres eine Leistung zu stande bringen, die im gewöhnlichen Entwicklungsgange der Zucht unendlich lange Zeiträume erfordert hätte, ja vielleicht niemals erreicht worden wäre. In jeder Züchtungsrasse sind es solche vereinzelt auftretende Individuen gewesen, die für den schnellen Aufschwung und die Verbreitung der Zucht als Hebel wirkten, die der Rasse neue Bahnen anwiesen. Das ist durch die Geschichte der Tierzucht leicht nachzuweisen.“ (Sette-

gast.) Mit anderen Worten heißt das aber: Auch die kleinen, dem Züchter nützlichen Abweichungen, werden nicht von ihm hervorgerufen, sondern treten in erblichen, durch Mutation entstandenen Elementararten in einzelnen Individuen auf. Eine einmalige Auswahl gründet, wie bei den Getreidelinien, die neue Rasse, natürlich abgesehen von der durch die mangelnde Selbstbefruchtung gegebenen Notwendigkeit sie weiterhin zu reinigen, was aber nach den Bastardierungsregeln, wie wir sehen werden, in oft nur einer Generation möglich ist. Und so besteht auch die ganze Tierzucht in dem geschickten Erkennen und Auswählen von Mutationen, ebenso wie in der Pflanzenzucht ist es wahrscheinlich, daß auch die geringsten Fortschritte nur auf dem Weg der Mutation erzielt werden. Die in der Praxis viel bekämpfte Lehre von der Individualpotenz, die durch zahllose Beispiele belegt wird, ist also nichts anderes, als die jetzt so siegreiche Lehre von der Mutation und der einmaligen Auswahl der Elementararten.

Wir wollen diesen Abschnitt aber nicht beschließen, ohne wenigstens mit einem Wort auf die berühmten Knospenvariationen im Pflanzenreich hingewiesen zu haben. Die Erscheinung, besser als Knospenmutation oder vegetative Mutation (Johannsen) bezeichnet, ist ja bekanntlich bereits von Darwin ausführlich in ihrer Bedeutung gewürdigt worden. Sie besteht darin, daß unvermittelt an einem vegetativen Pflanzenteil eine weitgehende Abänderung eintritt, die nun gleich sich als erblich erweist. Das bekannte Beispiel Darwins ist das plötzliche Auftreten von Nektarinen an Pfirsichbäumen, aus deren Kernen sich nur Nektarinen wieder entwickeln. Wenn man von den Fällen absieht, in denen solche Erscheinungen auf vorhergegangener Bastardierung beruhen und in das Gebiet dessen gehören, was wir später als Mosaikbastarde kennen lernen werden, handelt es sich in den zahllosen verbürgten Fällen wohl meist um sports, die eben nur vegetativer Natur sind. Im Tierreich ist, auch bei koloniebildenden, knospenden Tieren nichts entsprechendes mit Sicherheit bekannt, vielleicht auch unmöglich, da, wie wir später sehen werden, sich ein prinzipieller Unterschied zwischen Tier- und Pflanzenreich in Bezug auf das Verhältnis von Körper- und Geschlechtszellen findet.

Die gegebenen Beispiele mögen genügen, die Bedeutung der Sports für die Artbildung im Tier- und Pflanzenreich zu zeigen, und damit können wir uns der eigentlich wissenschaftlichen Begründung der Mutationslehre durch de Vries zuwenden.

Achte Vorlesung.

Die Mutationen der Oenothera. Zahl und Lebensaussicht der Mutanten. Die Erzeugung der Mutation durch Außenfaktoren. Mutation und Bastardierung. Mutation, kontinuierliche und diskontinuierliche Variation und die Artbildung.

Der ausgezeichnete holländische Botaniker Hugo de Vries fand auf der Suche nach Arten, die sich zur experimentellen Erforschung der Artumwandlung geeignet erwiesen, auf einem verlassenen Kartoffelacker in der Nähe von Hilversum eine Menge Individuen der Nachtkerze Oenothera Lamarckiana, einer aus Amerika eingeführten Pflanze, die hier aus benachbarten Anlagen verwildert war. Es fiel ihm nun auf, daß die Pflanzen eine besonders starke fluktuierende Variabilität ferner eine große Neigung zu gewissen Abnormitäten wie Bänderung zeigten. Im nächsten Jahre 1887 fand er nun unter den gewöhnlichen Formen zwei kleine Gruppen von Individuen, wahrscheinlich aus den Samen einer Mutterpflanze hervorgegangen, die sich als selbständige elementare Arten erwiesen. Die eine war besonders kurzgrifflig und wurde brevistylis genannt, die andere hatte glattere Blätter, schmalere Blumenblätter und anderen Habitus als die Stammart und wurde laevifolia genannt. Da die Formen bis dahin unbekannt waren, so regte sich der Verdacht, daß sie durch Mutation neu entstanden sein könnten und sie wurden ebenso wie Aussaaten von der Stammpflanze in Kultur genommen.

Eine erste Kultur ging von 9 lamarckiana-Pflanzen aus. Aus ihnen entstanden in den folgenden Generationen neben einer überwiegenden Anzahl von lamarckiana eine große Zahl von Mutationen, die mehr oder minder weit von der Mutterpflanze abwichen. Nicht alle konnten weiter verfolgt werden, die aber, die weiter gezogen wurden,

erwiesen sich sofort als samenbeständig, d. h. sie gaben gleichgestaltete Nachkommenschaft. Sie wurden dabei stets mit künstlicher Bestäubung unter Anwendung aller Vorsichtsmaßregeln vermehrt. Nebenstehende Figg. 65—67 zeigen die Stammpflanze mit einigen ihrer Mutanten.

Da entstand die O. gigas, ausgezeichnet durch besonders schönen Wuchs, große Blüten, kurze dicke Früchte, große Samen, in einem einzigen konstant züchtenden Exemplar. Ferner die O. rubrinervis, charakterisiert durch rote Blattnerven und breite rote Streifen auf Kelch und Früchten, ferner eine sehr geringe Ausbildung des Bastes und ebenfalls völlig konstant. Die ebenfalls neu entstandene Elementarart O. oblonga erwies sich in gleicher Weise als konstant, gab aber außerdem selbst später anderen Mutanten den Ursprung. Besonders bemerkenswert ist die Zwerg-Oenothera, O. nanella, die sich von der Stammart im wesentlichen nur durch ihren Zwergwuchs unterscheidet, deren Nachkommenschaft aber diesen Charakter rein erbt. Eine andere Form, O. lata, trat stets nur in weiblichen Exemplaren auf, sodaß sie nur mittels einer Kreuzung weiter fortgepflanzt werden konnte. Es ist dies auch deshalb bemerkenswert, weil es aus dem Tierreich Analogien der rein eingeschlechtigen Mutation gibt. Und so traten noch viele andere

Fig. 65.
Oenothera lamarckiana. Nach De Vries.

Formen auf, die im einzelnen nicht aufgezählt seien. Nebenstehende Fig. 68 (pag. 160) gibt einen ausgezeichneten Begriff der Mutabilität, indem sie eine Serie von 11 Mutanten der Oenothera lamarckiana als junge Topfpflanzen, wie sie Mac Dougal in Amerika züchtete, zeigt. Rechts oben ist die Stammpflanze, in den beiden unteren Reihen links außerdem Vertreter der Spezies O. biennis.

Fig. 66.
Mutanten von Oenothera lamarckiana, *A O.* rubrinervis, *B* u. *C* die zwerghafte O. nanella. Nach De Vries.

In sämtlichen anderen Stämmen, die in Kultur genommen wurden, war der Verlauf ein ähnlicher, es traten bald mehr, bald weniger Mutanten auf und zwar sowohl solche, die auch schon in der obengenannten Serie aufgetreten waren, wie neue. Die Art des Auftretens ohne jede Vermittlung, die völlige Konstanz bei weiterer Kultur nach Selbstbestäubung war immer die gleiche, sodaß de Vries schließlich über das Wesen der Mutation und ihre Bedeutung für die Bildung neuer Arten zu folgenden Vorstellungen kam: Neue elementare Arten entstehen in der Natur plötzlich und ohne Übergänge. Es ist hierfür, wie für alles Weitere anzunehmen, daß die Verhältnisse in der Natur sich von denen im Versuch nicht unterscheiden, da der Versuch ja nichts anderes darstellt als die Kultur unter Kontrolle. Auch am natürlichen Standort wurden ja ebenfalls die Mutanten angetroffen. Sind neue elementare Arten durch Mutation entstanden, so sind sie meist vom ersten Augenblick

an konstant. Nur eine Ausnahme wurde gefunden, die Oenothera scintillans, die in ihrer Nachkommenschaft nur zum Teil scintillans hat, ein Fall, der uns später noch beschäftigen wird. Die neu auftretenden Arten müssen, wie das schon der Paläontologe Scott verlangt hatte, im allgemeinen in einer größeren Zahl von Individuen resp. innerhalb einer gewissen Periode auftreten, damit es möglich ist, daß sie auf die Dauer neben der Stammart bestehen können. Auf die tatsächlichen Zahlenverhältnisse ihres Auftretens werden wir gleich zu sprechen kommen. Die an den Mutanten neu auftretenden Eigenschaften zeigen zu der individuellen Variabilität keine auffällige Beziehung, sie liegen außerhalb ihres Rahmens. Ferner umfassen sie alle Organe und können in jeder beliebigen Richtung liegen. So werden die Pflanzen stärker oder schwächer, die Blätter breiter oder schmaler, die Blumen größer und dunkler gelb oder kleiner und blasser, die Früchte länger oder kürzer, die Oberhaut unebener oder glatter und so fort. Diese vielen Eigenschaften sind dabei vom Standpunkt der Zuchtwahl aus keineswegs alle nützlich, vielmehr zum Teil gleichgültig oder unvorteilhaft. Einige Formen, wie die nur weiblich entstandene lata,

Fig. 67.
Die Mutante Oenothera gigas. Nach De Vries.

sind ja sogar allein gar nicht lebensfähig. Die Zuchtwahl ist also im stande, sofort die ungünstigen Mutanten wieder auszumerzen. Die

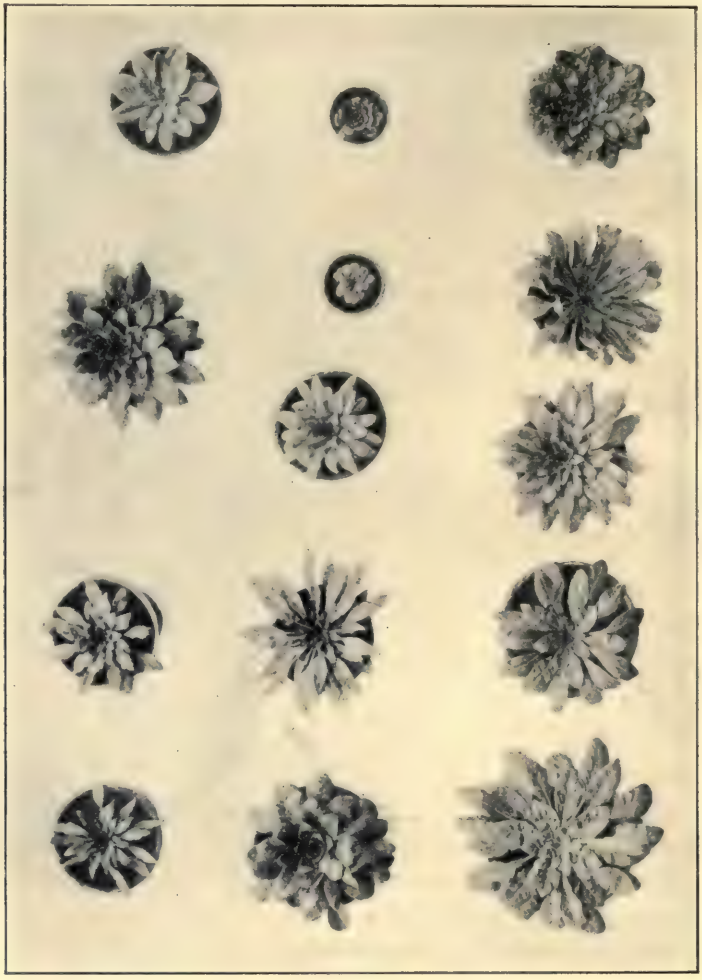


Fig. 68.

Junge Topfpflanzen von Oenothera-Mutanten. Rechts oben die Stammpflanze O. lamarckiana. In der zweituntersten Reihe links die Art O. biennis mit einem Mutanten darunter. Alle übrigen sind Rosetten von Lamarckianamutanten. Nach Mac Dougal, Vail und Shull.

Art, wie die Mutation bei der Oenothera explosionsartig auftritt, während bei allen anderen darauf untersuchten Arten nichts derartiges zu finden

war, spricht dafür, daß es besondere Mutationsperioden gibt, die mit Perioden der Unveränderlichkeit abwechseln. In diesen sammelt sich die Fähigkeit zum Mutieren gewissermaßen auf, eine Praemutationsperiode geht der Mutationsperiode vorauf. Mit dieser Annahme läßt sich vielleicht für die Entstehung der Arten eine viel kürzere Zeit berechnen, als es die Theorie der allmählichen Veränderung nötig hatte.

Es fragt sich nun, wie diese Tatsachen und Theorien sich zu den uns bereits bekannten Erfahrungen über die Sports verhalten und wie weit sie dabei der weiteren experimentellen Forschung standgehalten haben. Wir wollen uns aber dabei im Wesentlichen auf die Punkte beschränken, die wirklich exakter Erforschung zugänglich sind. Und da steht an der Spitze die Frage nach der Zahl der auftretenden Mutanten, die im mindesten so groß sein muß, daß sie Aussicht auf Erhaltenbleiben haben. Aus den Erfahrungen der künstlichen Zucht wissen wir, daß dazu im günstigsten Fall nicht viel nötig ist. Haben wir doch eine ganze Anzahl von Haustieren und Kulturpflanzen kennen gelernt, die durch die Zuchtwahl des Menschen aus einem einzigen Sport gezüchtet worden sind. Hier mußte allerdings die Zuchtwahl eine so intensive und geschickte sein, daß es schwer ist, sich vorzustellen, wie sie in der Natur in gleicher Weise sollte wirken können. Delboeuf hat ein Gesetz aufgestellt, nach dem Mutanten, die in einer bestimmten Anzahl von Individuen auftreten und deren Bildung sich in mehreren Generationen hintereinander wiederholt, sich dauernd gegenüber der Stammart vermehren müssen. Es läßt sich aus der Prozentzahl des Mutierens berechnen, nach wieviel Generationen die Zahl der Individuen der neuen Form die der alten erreicht hat. Die Vorausbedingung ist nur die Möglichkeit der freien und normalen Vermehrung und ein neutrales Verhalten gegenüber dem Kampf ums Dasein. Das Gesetz berücksichtigt allerdings eines nicht, nämlich, daß sich in den meisten Fällen die neuen Mutanten mit der Stammform kreuzen werden und dabei werden bestimmte Zahlenverhältnisse auftreten müssen, die wir bei Betrachtung der Mutationskreuzungen später kennen lernen werden. Man hat darin eine Widerlegung seiner Giltigkeit gesehen (Plate), mit Unrecht, da die Kreuzungsverhältnisse nicht auf die Zahlen verschiebend einwirken. Das wird uns später klar werden.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

Die eine Bedingung dieses Gesetzes, das regelmäßige Auftreten von Mutanten in aufeinanderfolgenden Generationen trifft nun für die Versuche von de Vries zu, es zeigt sich ebenso auch in den sogleich zu besprechenden Beobachtungen von Tower am Coloradokäfer, und auch für die schwarze Mutation der Nonne läßt sich ihr regelmäßiges Auftreten in den Zuchten zeigen. Daß aber auch die andere Bedingung eines einigermaßen regelmäßigen Prozentsatzes von Mutanten zutrifft, geht aus allen vorliegenden Daten hervor. Betrachten wir uns untenstehenden Stammbaum, den de Vries für die Entstehung von Mutanten unter Angabe der Individuenzahl für die oben erwähnten Nachkommen der 9 in Kultur genommenen Individuen von Oenothera Lamarckiana gibt, so sehen wir, wie in jeder Generation eine, wenn auch wechselnde Prozentzahl von neuen Formen gebildet wird.

Generation	Arten							
	gigas	albida	oblonga	rubri-nervis	**Lama-rckiana**	nanella	lata	scin-tillans
VIII 1899		5	1	0	**1700**	21	1	
VII 1898			9	0	**3000**	11		
VI 1897		11	29	3	**1800**	9	5	1
V 1896		25	135	20	**8000**	49	142	6
IV 1895	1	15	176	8	**14000**	60	73	1
III 1890/91				1	**10000**	3	3	
II 1888/89					**15000**	5	5	
I 1886/87					**9**			

Es mutierten also von 50 000 Individuen etwa 800, d. h. 1,5% im Durchschnitt. Die entsprechenden Zahlenangaben von Tower für die obenerwähnten Mutationen der Coloradokäfer, wie sie in der freien Natur aufgefunden wurden, sind:

Lokalität	Generation	Arten						
		decem-lineata	melani-cum	tortuosa	minutum	pallida	imma-culo-thorax	albida
Massachusetts 1895 .	I	25050	1	.	.	.	.	.
	II	21399	1	.	.	.	.	.
Long Island 1899 .	I	14598	1	.	.	1	.	.
	II	13300	.	.	.	.	.	.
Maryland 1900. . .	II	11710	82				.	.
Pennsylvania 1900 .	II	9460	.	.	.	.	.	.
Ohio 1901	I	16002	.	.	.	.	.	.
	II	14183	.	.	17			.
Illinois 1902/03 . .	I	51425	.	.	1	2	.	.
	II	29408	.	.	.	.	.	.
Texas 1904	II	1088	.	12	←			

Das Gesamtresultat ist also das Vorhandensein von nur sehr wenigen Sports in der freien Natur, viel weniger als in de Vries Kulturen. Es fanden sich unter 207 891 Individuen 118 Sports, d. h. nur 1 auf 1761. Würde die eine Zählung von Maryland 1900 mit der ungewöhnlich hohen Zahl von 82 sports fortgelassen, so käme sogar nur 1 auf 5447. Diese Zahlen dürften als Mutationsprozente sicher auch den normalen Verhältnissen, wie sie in der Natur auch bei anderen Arten verwirklicht sind, entsprechen.

Tower suchte nun aber auch festzustellen, welche Aussichten diese Sports auf ein Erhaltenbleiben in der Natur haben und führte zu dem Zweck die folgenden interessanten Experimente aus. Von der Mutation pallida wurden 10 Männchen und 12 Weibchen mit 15 Pärchen der Stammform decemlineata zusammengebracht. Bei der Kopulation traten alle Kombinationen auf, aber 7mal so viel Kopulae zwischen gleichartigen Tieren als Kreuzungen. Die folgende Generation ergab dann 131 ♂, 114 ♀ decemlineata, 133 ♂, 162 ♀ pallida. Nach der Überwinterung waren davon noch vorhanden 10 ♂, 18 ♀ von decemlineata und 9 ♂, 10 ♀ pallida. Deren Nachkommenschaft ergab dann wieder 80 ♂, 106 ♀ decemlineata und 190 ♂, 210 ♀ pallida. In der folgenden Generation war das Verhältnis schon 211 ♂, 209 ♀ decemlineata und 509 ♂, 540 ♀ pallida. Die Mutation hatte also tüchtig

gegenüber der Stammform zugenommen. Der folgende Winter war nun ein besonders ungünstiger und gefährlicher und ihn überstanden nur 6 ♂, 10 ♀ von decemlineata und 14 ♂, 15 ♀ von pallida, aus deren Vermehrung 314 ♂, 301 ♀ decemlineata und 819 ♂, 761 ♀ der Mutation pallida hervorgingen. Die Mutation hatte also auch unter ungünstigen Umständen der Stammart gegenüber glänzend bestanden. Theoretisch ist es also sehr gut möglich, daß eine solche Mutation als erfolgreiche Art bestehen bleibt. Tatsächlich aber hat sich doch die Mutation pallida nirgends in der Natur Geltung verschaffen können. Das kommt wohl daher, daß sie in nur einem Exemplar auf 5000 auftritt. Da sich die Wahrscheinlichkeit der Kreuzung mit der Stammart in obigem Versuch wie 1 : 7 ergab, so ist die Wahrscheinlichkeit ihres Erhaltenbleibens keine sehr große. Sie würde nur steigen, wenn einmal aus besonderen Gründen ungewöhnlich viele Mutanten entständen. Und dies führt uns auf einen anderen wichtigen Punkt, die Frage nach der Ursache der Mutationen.

In der oben aufgeführten Tabelle von Towers Material muß es auffallen, daß im Jahr 1900 in Maryland so ungewöhnlich viele Mutationen auftraten, und auch in dem Stammbaum der Oenothera nach de Vries tritt das besonders hohe Mutationsprozent in den Jahren 1895 und 1896 hervor. Und das deutet darauf hin, daß die Ursache der Mutation vielleicht in äußeren Bedingungen zu sehen ist. Mit aller Klarheit geht es aus den Beziehungen hervor, die sich zwischen Lebenslagevariation und Mutation bei den Coloradokäfern gezeigt haben. Wir haben schon oben die charakteristische Lebenslagevariation, wie sie sich unter dem Einfluß des Wechsels der äußeren Bedingungen zeigt, näher kennen gelernt. Es zeigte sich nun, daß in den Jahren, in denen die Bedingungen derartige sind, daß eine recht extreme Lebenslagevariation eintritt, auch die Zahl der Mutanten beträchtlich ansteigt. So erschien in einem Jahre, das derartige Wirkung auf die Lebenslagevariation erkennen ließ, in Guadeloupe die 10fache Prozentzahl der Mutation melanothorax als gewöhnlich, in Puebla sogar die 30fache; in anderen Fällen konnte festgestellt werden, daß ein Jahr mit besonders reichlichen Niederschlägen sich auch durch besonders reiche Mutationen auszeichnete. Ganz ähnliche Beobachtungen liegen aber auch

für viele andere Objekte vor; Simroth hat eine ganze Reihe von Tierformen verschiedenster Gruppen zusammengestellt, die bei uns in dem extrem heißen und trockenem Sommer 1904 mutierten; so fand ferner Graf Arnim Schlagenthin, daß in reinen Weizenlinien neue Mutanten nach Frostschaden auftraten. Doch kann ein sicherer Schluß erst gezogen werden, wenn das Experiment die gleichen Resultate ergibt. Die Fragestellung dazu lautet: Ist es möglich, durch Einwirkung äußerer Faktoren künstlich Mutationen zu erzeugen? Die Frage muß bereits bejaht werden, wenn auch dieses Studium erst in den Anfangsstadien liegt.

Es hat seinen Ausgangspunkt genommen von den Erfahrungen und Experimenten der Schmetterlingszüchter, welche ausgeführt wurden, noch ehe die Mutationslehre weitere Geltung besaß und zunächst teils systematische Aufklärung, teils Lösung von Abstammungsfragen bezweckten. Wir meinen die so berühmt gewordenen Temperaturexperimente an Schmetterlingen, denen wir ja bereits oben unsere Aufmerksamkeit zugewandt haben. Dorfmeister war der erste, der um die Mitte des vorigen Jahrhunderts Puppen mit hohen und niedrigen Temperaturen zu behandeln versuchte, um damit die Frage zu lösen, ob die verschiedenen geographischen Varietäten der Falter durch klimatische Differenzen bewirkt seien. Weismann, Edwards, v. Reichenau, Merrifield waren es, die die Studien weiter vertieften, die aber erst durch Standfuss und E. Fischer ihre Bedeutung für die Mutationstheorie erhielten. Die Hauptresultate bestanden ja, wie schon ausführlicher besprochen, darin, daß junge Puppen von mitteleuropäischen Faltern, die mit niederen Temperaturen von etwa 6° behandelt wurden, Schmetterlinge ergaben, die den nördlichen Varietäten entsprachen, während solche, die einer Wärme von etwa 36° exponiert wurden, Falter südlicher Rasse ergaben. Das analoge Resultat, die künstliche Erzielung der Standortsvarietäten des Coloradokäfers, haben wir ja auch schon oben besprochen. Es traten bei diesen Versuchen aber auch neue Typen auf, nämlich stärker aufgehellte und stark verdunkelte Individuen. Und gewisse dabei gemachte Beobachtungen führten dazu, mit Frost von — 4 bis — 20° und mit Hitze von + 40 bis + 46° zu arbeiten, wobei sich zeigte, daß beide in gleichem Sinn verändernd

einwirkten, und die so geschaffenen Hitze- resp. Frostaberrationen glichen gewissen selten in der Natur auftretenden Aberrationen, von denen es höchstwahrscheinlich, zum Teil, wie schon erwähnt, sicher ist, daß sie Sports, Mutationen darstellen. Es war also möglicherweise gelungen, hier künstlich Mutationen zu erzeugen; der Beweis dafür kann aber nur aus ihrem erblichen Verhalten geliefert werden. Nachdem schon Standfuss eine Andeutung davon erhalten hatte, ist es Fischer gelungen, ihn zum ersten Mal einigermaßen sicher zu stellen. Er erzeugte durch Frostwirkung Aberrationen von Arctia caja, die sich durch starke Verdunkelung infolge von Verschmelzung der Fleckenzeichnung auszeichneten. Ein solches Pärchen, von dem das Männchen viel stärker abgeändert war als das Weibchen (Fig. 69, 1 u. 2), wurde zur Fortpflanzung gebracht. Es entwickelten sich aus den Eiern 173 Puppen und als diese schlüpften, kamen unter den Faltern, die zuletzt ausschlüpften, 17 Individuen zum Vorschein, die ebenso wie die Eltern verändert waren; 6 von diesen sind in Fig. 69, 3—8 wiedergegeben. Die Männchen erwiesen sich stärker verändert als die Weibchen. Wenn auch dieses Resultat noch keineswegs allen Anforderungen gerecht wird und seine exakte Interpretation durchaus nicht so einfach ist, so bedeutet es doch einen sehr wichtigen ersten Schritt.

Hier schließen sich nun die schon so oft erwähnten Studien Towers an, die auch in diesem Punkte wirkliche Klarheit brachten. Sie gingen von den erwähnten Beobachtungen über gelegentlich besonders reiches Auftreten von Mutanten in der Natur aus, ebenso wie von gelegentlichen Beobachtungen im Verlaufe anderer später zu besprechender Versuche, bei denen mit veränderten äußeren Bedingungen gearbeitet wurde und dabei die Zahl der Mutanten beträchtlich zunahm. Schon Dorfmeister hatte bei den Temperaturexperimenten mit Schmetterlingen erkannt, daß die Wirkung eintritt, wenn man nur die eben gebildeten Puppen dem Temperaturreiz aussetzt, daß also eine besonders empfängliche, eine sensible Periode besteht. Eine ebensolche vermochte nun auch Tower festzustellen. Wenn die Käfer vor der Überwinterung oder aus der Puppe ausschlüpfen, sind ihre Geschlechtsprodukte noch nicht entwickelt, sie machen ihre Entwicklung erst in den folgenden Tagen durch und zwar entwickelt sich zuerst ein Satz

Eier, der abgelegt wird, und dann ebenso weitere. Und diese Zeit des Heranwachsens der Eier hat sich als die sensible Periode für die Erzeu-

Fig. 69.
Künstlich erzeugte Temperaturaberrationen von Arctia caja (1 u. 2) und 6 ihrer Nachkommen. Nach Fischer.

gung von Mutationen erwiesen. Wurden während dieser Zeit die Käfer extremen äußeren Bedingungen wie Hitze, Trockenheit, niederem Luftdruck ausgesetzt, so erzeugten sie Mutationen in ungewöhnlicher Zahl.

So wurden, um ein Beispiel zu nennen, 4 Pärchen von L. decemlineata so behandelt, während sich der erste Eiersatz ausbildete und nachher die Jungen unter ganz normalen Bedingungen aufgezogen. Aus diesen Eiern kamen 96 Käfer zur Entwicklung, von denen 82 die Mutation pallida, 2 die Mutation immaculothorax darstellten, während nur 14 gewöhnliche decemlineata schlüpften. Wurden aber die folgenden Eiersätze unter normalen Bedingungen gebildet, so lieferten sie auch keine Mutationen. Zahlreiche Experimente auch mit anderen Arten gaben das gleiche Resultat, und es braucht wohl kaum besonders hervorgehoben zu werden, daß sich die Mutanten als völlig erblich erwiesen. Aus allen diesen Versuchen sei nur noch einer erwähnt, weil da als Mutation nicht eine Färbungsvarietät, sondern ein neuer physiologischer Charakter erschien. Bei einem der Versuche kamen aus einem der auf Mutation beeinflußten Eiersätze auch 20 decemlineata zum Vorschein, die sichtlich unverändert waren. Auch ihre Nachkommen erschienen völlig unverändert. Aber als die Parallelkulturen zu überwintern begannen, blieben diese an der Oberfläche, und es zeigte sich schließlich, daß sie im ganzen 5 Generationen bildeten, anstatt der normalen zwei, bevor sie überwinterten. Und diese Eigentümlichkeit behielten sie auch im nächsten Jahr bei, es war eine Rasse mit der erblichen Eigenschaft gebildet worden, in einem Zyklus 5 Generationen hervorzubringen, eine Fähigkeit, die in der Natur keinem Glied der Gattung zukommt. Es sei, gewissermaßen in Parenthese, hinzugefügt, daß Wettstein im Pflanzenreich einen ganz analogen Fall fand, die Entstehung einer einjährigen Mutation aus dem perennierenden Ranunculus alpestris. Allerdings wurde dieser Fall nicht im Experiment erzeugt, sondern in freier Natur aufgefunden.

An diesen Resultaten erscheint nun bemerkenswert, daß die künstliche Erzeugung von Mutanten die Einwirkung der betreffenden Faktoren während einer bestimmten sensibeln Periode erfordert, in diesem Fall der Zeit der Reifung der Geschlechtsprodukte. Es ist ja auch nicht weiter merkwürdig, daß deren Empfänglichkeitszustand maßgebend ist, da ja neue erbliche Eigenschaften sich innerhalb der Erbmasse der Geschlechtszellen finden und bilden müssen. Auf die theoretische Tragweite dieser Dinge werden wir denn auch in den nächsten Vorlesungen

näher einzugehen haben. Hier wollen wir nur noch kurz Fälle erwähnen, die sich auf die Erzeugung von Mutationen durch ungewöhnliche, in der Natur wohl kaum verwirklichte Reize beziehen. Der eine von ihnen erscheint doppelt interessant dadurch, daß er sich auf die de Vriessche Mutationspflanze Oenothera bezieht. Mc Dougal mit seinen Mitarbeitern Shull und Vail prüfte die Befunde von de Vries nach und konnte sie in allen wichtigen Punkten bestätigen und vor allem auch durch genaue variationsstatistische Betrachtung erweitern. Bei dieser Gelegenheit führte er dann auch Versuche zur experimentellen Erzeugung von Mutanten und zwar durch direkte Beeinflussung der Fortpflanzungsorgane aus. Es wurden verschiedene Salzlösungen, wie Zinksulfat, Calciumnitrat, Kupfersulfat, Zucker in die Ovarien gespritzt oder diese mit Radium bestrahlt. In manchen Fällen traten dann Mutationen in relativ hoher Zahl oder auch im normalen Zahlenverhältnis auf. In gleicher Weise gelang es bei einer der Oenothera verwandten patagonischen Nachtkerze Raimannia odorata charakteristische Mutanten zu erzeugen, die ebenfalls sich bei der Fortpflanzung in mehreren Generationen als konstant erwiesen. Ebenso vermochte Gager Oenotheramutanten durch Radiumbestrahlung zu erzeugen, und, auf dem Gebiete des Tierreichs, Morgan auf gleichem Wege Mutanten der Taufliege Drosophila, ausgezeichnet durch helle statt rote Augen und kurze statt lange Flügel. Wenn diese Versuche auch noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden können, so deuten sie doch in die gleiche Richtung wie die vorherbesprochenen. Und solcher Andeutungen noch nicht völlig einwandfreier Ergebnisse gibt es noch eine ganze Anzahl, von denen uns diese oder jene noch an anderem Ort begegnen wird.

Wir haben es in den angeführten Fällen mit der Wirkung äußerer Reize zu tun, die die Sports bedingten. Es fehlt aber auch nicht an Möglichkeiten einer von innen heraus wirkenden Ursache. De Vries hat bereits Vorstellungen entwickelt, wie man sich das Zustandekommen von Mutationen aus inneren Ursachen, durch Veränderungen innerhalb der Erbmasse, vorstellen kann. Er unterscheidet nämlich 3 verschiedene Arten der Mutation: die progressive, bei der neue Erbeinheiten gebildet werden, die sich der Erbmasse addieren; die retrogressive, bei der im

Gegenteil eine Erbeinheit verschwindet resp. latent wird; und sodann die degressive, bei der ein Merkmal, welches bei den Vorfahren schon vorhanden und latent geworden war, wieder neu auftritt. Es ist klar, daß das unter Umständen sehr wichtige Begriffsbestimmungen und plastische Vorstellungsarten sind, die sich, wie es Plate getan hat, noch um viele weitere Kategorien vermehren lassen. Sie geben uns aber keinen Einblick in die bewirkenden Ursachen. In höherem Maße wäre das der Fall, wenn sich nachweisen ließe, daß gewisse celluläre Begleiterscheinungen der Mutation als deren eigentliche Ursachen anzusehen seien. Gates u. a. fanden, daß in den Geschlechtszellen mutierender Pflanzen die Chromosomen in ungewöhnlicher und unregelmäßiger Weise verteilt werden und dann die Mutanten auch ganz andere Chromosomenverhältnisse besitzen als die Stammarten. Wenn wir das mit dem zusammenhalten, was wir in der ersten Vorlesung über die Chromosomen als Erbträger gehört haben, so erscheint es denkbar, hier mit Gates, Spillman, Gager die celluläre Ursache der Mutation zu sehen. Einer solchen Anschauung gegenüber ist allerdings große Vorsicht geboten, da es eine Tatsache ist, daß oft für ganze größere Gruppen von Organismen bestimmte Chromosomenzahlen und -arten konstant sind, was also dann den Anteil der Mutationen an der Artbildung ausschlösse. Doch sind das Dinge, über die ausführlich zu reden noch verfrüht erscheint, und so wenden wir uns lieber der wichtigsten Möglichkeit innerer Ursachen der Mutation zu, der Möglichkeit, daß vorausgegangene Bastardierung den Anstoß zur Mutabilität geben könnte. Wir haben bisher die Tatsachen der Mutation als einwandfrei feststehend betrachtet. Und doch fehlt es nicht an Stimmen, die sie nicht gelten lassen wollen, die vor allem das Musterbeispiel, die Oenothera, in Bezug auf seine Zuverlässigkeit anzweifeln. Es wird uns später bei Besprechung der Bastardierungslehre näher bekannt werden, daß bei gewissen Kreuzungen in späteren Bastardgenerationen bestimmte Charaktere, die im Bastard zunächst unsichtbar waren, wieder auftreten, durch Abspaltung wieder in Erscheinung treten. Und diese Tatsache hat man benutzt, um darauf hinzuweisen, daß es sehr gut möglich ist, daß die Oenothera lamarckiana einen Bastard darstellt, die Mutanten somit nichts sind, als aus dem Bastard abgespaltene

Formen, wie sie ursprünglich bei der Kreuzung in ihn eingegangen waren, Hybridmutationen, wie sie Lidforss nennt (Bateson, Lotsy, Tower). Die Begründung für diesen Einwurf wird einmal darin gesehen, daß die genaue Herkunft der Pflanze nicht bekannt ist, sodann in dem später noch zu betrachtenden Verhalten der Mutanten bei der Kreuzung. Ersterer Einwand ist allerdings nicht allzu schwerwiegend, kennt man doch eine nahe Verwandte der lamarckiana, die Oenothera parviflora, seit 1759 in Europa und hat sie nun in genau dem gleichen Charakter auch an ihrem natürlichen Standort in Amerika gefunden, sodaß kein Grund vorliegt, daß es bei der lamarckiana anders sei. (Vail.) Über die Kreuzungsverhältnisse werden wir später sprechen und führen hier gegen diese Anschauung nur an, daß einmal ja aus dem Tier- wie Pflanzenreich genügend sichere Mutanten bekannt sind, für die eine Bastardnatur ausgeschlossen erscheint. Sodann aber konnte Gates feststellen, daß Mutanten der Oenothera, wie die Form gigas, von der Stammform gänzlich abweichende Chromosomenverhältnisse besitzen, was für den mit den Tatsachen der Zellenlehre vertrauten allein schon die Erklärung der Mutanten als Abspaltungen von einem Bastard widerlegt. Trotzdem muß aber die Frage der Bastardierung in Beziehung zur Mutation im Auge behalten werden; es wäre nämlich sehr wohl denkbar, daß die Bastardierung als innerer Reiz wirkt, der die Entstehung von Mutanten begünstigt. Wenn man bedenkt, daß die Sports besonders häufig bei Tieren und Pflanzen auftreten, die sich lange in Kultur befinden und bei deren Vorfahren sicher stets reichlich bastardiert wurde, so läßt das diesen Gedanken recht annehmbar erscheinen. Andererseits ist die Möglichkeit, daß die Mutanten nichts sind als aus Bastarden abgespaltene Formen, trotz allem was dagegen spricht, unter allen Umständen ernstlich zu berücksichtigen. Denn alles das, was sich für die Möglichkeit der Bastardierung als Mutationsreiz anführen läßt, kann auch in solchem Sinn gedeutet werden, ja muß es sogar vielfach. Ein neuerdings mitgeteiltes Experiment von Tower erscheint in dieser Hinsicht höchst bemerkenswert. Er brachte u. a. eine gleiche Anzahl von Coloradokäfern der 3 Spezies decemlineata, oblongata und multitaeniata auf eine isolierte Insel in Mexiko, an welcher Lokalität die sonst in diesem Gebiet heimischen

oblongata fehlten. Dort überließ er sie sich selbst und der Kreuzung. In der ersten Generation konnte er dann 5 Typen (*A*—*E*) feststellen, nämlich die drei Ausgangsformen und Mittelformen zwischen decemlineata einerseits und oblongata (*D*), wie multitaeniata (*E*), andererseits. Die Mittelformen zwischen decemlineata und oblongata (*D*) überwogen stark, wie folgende Zahlen zeigen:

A	*B*	*C*	*D*	*E*
327	371	142	1439	246

Schon in der 4. Generation zeigten sich nun vorzugsweise Formen, die aus den beiden Arten von Mittelformen $D + E$ kombiniert waren, und in der 5. Bastardgeneration waren diese Formen $D + E$ ausschließlich in der Zahl von 1877 Tieren vorhanden. Diese wurden dann nach Chicago genommen und weiter untersucht und pflanzten sich nun völlig rein fort. Aber in ihrer Nachkommenschaft traten immer 2 bis 3% Formen auf, welche sich ebenso wie Mutanten weit vom Mittel der Population entfernten und auch in Bezug auf Erblichkeit verhielten. Tower findet aber, daß sie nichts neues darstellen, sondern eine Abspaltung von bei der Bastardierung eingeführten Charakteren. Seine bisher nur vorläufig mitgeteilten Angaben sind aber nicht genügend, um zu entscheiden, ob es sich nicht auch um im Gefolge einer Bastardierung entstandene Mutanten handeln könnte. Mit letzterer Annahme würde die Deutung übereinstimmen, die Rosen den Ergebnissen seiner Bastardierungsexperimente mit Elementararten der Hungerblümchen Erophila verna gibt. Während sich die Bastarde der 1. Generation wie Artbastarde verhalten — was das bedeutet, wird uns erst später klar werden — treten bei deren Nachkommen eine große Menge neuer Formen auf, die in keiner Weise aus den Elternformen kombiniert sein können und die als Mutationen im Gefolge einer Bastardierung angesprochen werden. Allerdings ist dafür der Beweis noch nicht erbracht, sodaß es sich auch dabei um einen sehr komplizierten Mendelfall handeln könnte. Hier verdienen auch die später zu besprechenden Versuche von Klebs und Blaringhem erwähnt zu werden. In ihnen wurden vegetative Mutationen durch Verwundungsreize erzeugt. Die benutzten Pflanzen waren aber, wenigstens in den Klebsschen Versuchen, Sempervivum-Bastarde, sodaß wieder die Möglichkeit vorliegt,

daß hier Mutationen nach Bastardierung durch einen adäquaten Reiz ausgelöst wurden. Wie gesagt, paßt in solchen Fällen aber auch die Erklärung, daß eine Abspaltung schon vorhandener, aber unsichtbarer (latenter) Eigenschaften aus dem Bastard erfolgte. Die größere Wahrscheinlichkeit hat sie in solchen Fällen für sich, in denen die neue Form bei Bastardierung in typischen Zahlenverhältnissen erscheint, wie es für den „Sport" der roten oder blauen Seidenraupen (Toyama) zutrifft. Geringer ist diese Wahrscheinlichkeit, wenn der Sport sich in so geringen Zahlen in den Bastardkulturen findet wie die schwarze Mutation des Blattkäfers Melasoma scripta, die in den Bastardzuchten Mc. Crackens

Fig. 70. Burchells Zebra nach Ewart.

20 mal unter 11369 Individuen auftrat. Mit Recht führt möglicherweise Plate auch in diesem Sinn die Feststellung Ewarts an, daß bei Kreuzung von Zebra und Halbesel der Bastard an den Hinterschenkeln Flecken zeigt, die weder seine Eltern noch irgend ein Equide besitzen (Fig. 70, 71). Hier wie in den meisten Dingen, die diese Vorlesungen behandeln, ist aber alles noch im Fluß, und daher größte Vorsicht im Urteil geboten: neue Experimente können leicht das gestern feststehende umwerfen.

Betrachten wir nun aber, und das müssen wir vor der Hand auf Grund des vorliegenden Materials, die Mutationslehre als zu Recht

bestehend, so ist ein besonders wichtiger Punkt, dem wir bisher noch keine Aufmerksamkeit schenken konnten, die Frage, in welcher Weise, quantitativ, sich die Mutanten von der Stammform entfernen. De Vries hatte ja ursprünglich an sehr beträchtliche Differenzen gedacht, die vor allem jenseits des Rahmens der normalen Variabilität liegen sollten und nicht in deren Richtung, richtungslos aufträten. Für diesen oder jenen Fall der Sports, besonders solche mehr abnormer Richtung, wie sie besonders im Tierreich vorkommen, so Hornlosigkeit der Haustiere, überzählige Zehen bei Hühnern, mag das auch zutreffen. Ob es aber die Regel ist, muß mehr als fraglich erscheinen. Es hat sich vor allem

Fig. 71. Burchellzebra—Halbeselbastard nach Ewart.

gezeigt, daß die Mutationen quantitativ sehr verschieden sein können. Neben Mutanten, die in sehr vielen Eigenschaften weit von der Stammform entfernt stehen, gibt es solche, die nur in wenigen oder einer Eigenschaft differieren. Neben den großen, weit von der Stammform abführenden Sprüngen stehen Mutanten, deren Identität nur das geübteste Auge oder die mathematisch-quantitative Betrachtung feststellen kann, wie etwa bei Johannsens Mutationen in den reinen Bohnenlinien. Und in allen den Fällen, in denen die Verhältnisse dadurch klarer liegen, daß sich die Mutation nur auf eine oder wenige sichtbare Eigenschaften bezieht, scheint es, daß sie sogar typisch in der Richtung der normalen

Variabilität liegt: sie ist nicht regellos, sondern bestimmt gerichtet, orthogenetisch. Tower hat dem Ausdruck gegeben, indem er die Mutanten der Leptinotarsa als extreme Varianten bezeichnet, Varianten,

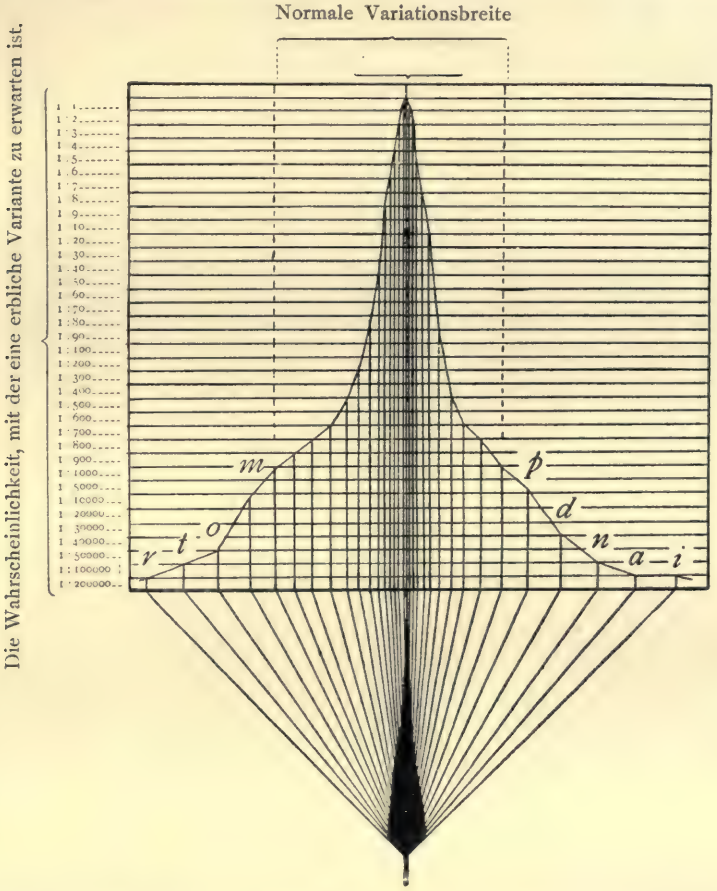


Fig. 72.

Darstellung des Häufigkeitsverhältnisses normaler und extremer erblicher Varianten bei L. decemlineata. *p* = L. pallida, *d* = L. defectopunctata, *n* = L. minuta, *i* = L. immaculothorax, *m* = L. melanicum, *o* = L. obsoleta, *t* = L. tortuosa, *r* = L. rubrivittata nach Tower.

die weit über die Grenze der normalen Variabilität hinausliegen, aber strenge in der idealen Verlängerung der Variationskurve. Wenn wir zunächst von der Erblichkeitsfrage absehen, so wären dann Mutanten

unendlich seltene extreme Varianten. Die wirkliche Variationskurve der Art, wie sie aus nicht allzu großen Zahlen konstruiert wird, hätte eine Verlängerung — vergleichbar dem ultravioletten Teil des Spektrums — in der mit zunehmender Seltenheit die extremen Varianten oder Mutanten liegen. Nebenstehendes Schema Towers (Fig. 72 pag. 175) veranschaulicht diese Auffassung. Es stellt die Variationskurve für L. decemlineata inklusive seiner Mutanten dar. Die Zahlen links bedeuten den Grad der Seltenheit, berechnet auf den Mittelwert = 1 : 1. Das heißt also, es besteht die maximale Wahrscheinlichkeit, daß, wenn 1 Individuum betrachtet wird, es dem Kurvengipfel entspricht, daß, wenn 200000 Individuen betrachtet werden, sich 1 Mutation vom Charakter des Fußpunkts der Kurve findet, usw. Die punktierten Linien grenzen die Breite der normalen Variabilität ab, die Buchstaben *r*, *t*, *o*, *m*, *p*, *d*, *n*, *d*, *i* bedeuten die Lage der Mutanten rubrivittata, tortuosa, obsoleta, melanicum, pallida, defectopunctata, minuta, immaculothorax innerhalb der Gesamtvariation.

Nun haben wir aber gehört, daß diese Mutationen künstlich durch Veränderungen der äußeren Bedingungen erzeugt werden können, daß ferner in natürlichen Verhältnissen sie besonders häufig auftreten, wenn extreme klimatische Bedingungen vorhanden sind. Wir wissen aber auch, daß die gleichen äußeren Faktoren als Ursache der fluktuierenden Variabilität betrachtet werden müssen. Und das führt zu der weiteren Frage, ob denn wirklich ein so prinzipieller Unterschied zwischen Mutation und Variation besteht. Nehmen wir die soeben gegebenen Tatsachen, so bleibt als wesentliche Differenz nur das Erblichkeitsmoment übrig: die fluktuierenden Variationen sind nicht erblich, die extremen Variationen oder Mutationen sind erblich. Aber auch diese Differenz kann nicht die Bedeutung beanspruchen, die sie auf den ersten Blick zu haben scheint. Besteht doch die Tatsache, daß ein und dieselbe fluktuierende Variation als nicht erbliche und als erbliche Form auftreten kann. So fand Tower, daß unter den Varianten der Färbung, die in der Natur auftreten, 2—5% der Individuen, die sich von den übrigen nicht im geringsten unterscheiden lassen, die Fähigkeit haben, ihren Charakter zu vererben. Es gibt also innerhalb der fluktuierenden Variabilität auch erbliche Varianten. Wird die Variabilität aber

experimentell durch Veränderung der äußeren Bedingungen beeinflußt, also etwa die Variationskurve durch Temperatureinwirkung nach der melanistischen Seite verschoben, wie wir es oben ja kennen lernten, so steigert sich die Zahl der erblichen Varianten auf bis 62%. Das sind aber die gleichen Versuche, in denen auch besonders zahlreiche Mutanten auftreten, und das besagt eben, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen Mutation und fluktuierender Variation nicht besteht. Ein und dieselbe Variante kann fluktuierend sein oder erblich werden und ist dann eben eine Mutante. Daß die gewöhnlichen Varianten nur so selten erblich sind, die extremen aber, die Mutanten, stets, könnte darin seine Ursache haben, daß ein und derselbe Reiz, der die Variation bedingt, sie nur erblich werden läßt, wenn er in besonderer Stärke wirkt, wie das eben genannte Experiment beweist. Zur Erzeugung der Mutanten sind aber überhaupt besonders starke Reize, extreme Bedingungen nötig. Man könnte somit direkt sagen, je extremer eine Variante, um so größer die Wahrscheinlichkeit ihrer Erblichkeit. Aber auch dies ist nicht so ohne weiteres allgemein giltig. Lang und Künkel konnten zeigen, daß eine Variation der Weinbergschnecke, die gewiß als extrem bezeichnet werden muß, die Linkswindung des Gehäuses oder seine Turmform, nicht erblich ist[1].

Für die Tatsache aber, daß ein und dieselbe Variante einer Variationsreihe als fluktuierende nicht erbliche Variation oder Modifikation, wie man häufig mit einem von Lloyd Morgan stammenden Terminus sagt (oder auch Fluktuation) und auch als erbliche Mutation auftreten kann, gibt es noch weitere Belege. Besonders beweisend erscheinen uns in diesem Sinn die Befunde von Lang an der Gartenschnecke Helix hortensis. Deren Gehäuse zeichnen sich durch eine ganz außerordentliche Variabilität aus, indem alle Übergänge von einfach gelben bis zu fünfbändrigen vorkommen, was mit den verschiedenen möglichen Bänderkombinationen allein 89 Variationen ergibt. Diese können sich dann mit mehreren verschiedenen Grundfarben der Schale kombinieren,

[1] Wir sehen davon ab, daß diese Varianten eigentlich alternativer Natur sind: die Schnecken können nur entweder rechts oder links gewunden sein. Die Gesetze für alternative Variation sind aber im Prinzip die gleichen wie für die kontinuierliche.

die Bänder können als Tüpfelbänder erscheinen, kurz es gibt eine unendliche Mannigfaltigkeit. Eine solche Variationsreihe in Form eines Kreises, der mit einer ganz hellen Form beginnt und einer durch Verschmelzung der Bänder ganz dunklen aufhört, ist in nebenstehender Fig. 73 wiedergegeben. Es hat sich nun herausgestellt, daß wohl jede einzelne dieser zahllosen Varianten als nicht erbliche Fluktuation wie als erbliche Variation, d. h. als Mutation auftreten kann. Wir werden

Fig. 73.
Variationsreihe der Schalenzeichnung von Helix hortensis in Kreisform, die Übergänge zwischen weißer und schwarzer Schale zeigend. Die beigesetzten Zahlen stellen symbolische Bezeichnungen der einzelnen Typen dar. Nach Lang.

später bei Besprechung der Mendelschen Gesetze nochmals auf diese erblichen Varianten zurückkommen. Es wird sich da zeigen, daß vielleicht ein Teil von ihnen für diese Betrachtung ausscheidet, da er durch Bastardierung erklärt werden kann. Für die Helixvarianten trifft das möglicherweise zu, für die Leptinotarsavarianten sicherlich nicht.

Das gleiche Verhältnis wie zwischen Varianten und Mutanten besteht aber auch umgekehrt zwischen Mutanten und Varianten. Wir haben schon erwähnt, daß seltene und weit vom Typus abliegende

Variationen, die ganz den Eindruck von Mutationen machen, wie die Linkswindung der Weinbergschnecke, nicht erblich sein können und Lang weist besonders darauf hin, daß bei seinen Gartenschnecken die seltensten und auffallendsten Variationen nicht erblich waren. Und wie die Variationen nicht erblich und erblich auftreten konnten, so können typische und erbliche, auch nach ihrem quantitativen Verhalten so zu nennende Mutationen auch als nicht erbliche diskontinuierliche Variationen erscheinen. Wir erinnern uns an die früher besprochene Zwangsdrehung des Dipsacus sylvestris, wobei die Neigung, diese Abnormität in einer bestimmten Prozentzahl hervorzubringen, erblich war. Johannsen kennt aber auch Fälle, wo die Neigung in der Nachkommenschaft nicht auftrat, also Nichterblichkeit vorlag. (Allerdings ist für diesen Fall auch eine andere Erklärung gegeben worden.) Oder eine extreme Variation des Menschen, der Polydactylismus, kann erblich sein und dann sogar den Mendelschen Gesetzen gehorchen oder auch nach Struthers nicht erblich auftreten. Und in diesem Zusammenhang darf dann auch nicht vergessen werden, daß es gar manche Angaben über nur partielle Erblichkeit von Mutationen gibt. Fischers Temperaturaberrationen von Arctia caja waren ja nur zu 10% vererbt worden und die als Pelorie bekannte Abnormität der Blüten von Linaria vulgaris, die als Mutation auftritt, war in den Kulturen von de Vries nur mit 90% erblich. Wir werden darauf noch zurückzukommen haben. Solche Tatsachen passen sehr schlecht zu manchen Grundanschauungen der modernen Vererbungslehre, wie Plate und auch Lotsy schon hervorgehoben haben, und erscheinen daher als wichtige Ausgangspunkte für zukünftige Forschung.

Wenn uns somit die mitgeteilten Tatsachen dazu führen müssen, einen prinzipiellen Unterschied zwischen Variation und Mutation zu leugnen, wenn wir auch zunächst noch nichts darüber aussagen können, wie eine nicht erbliche Variation in eine erbliche übergeht, so kann man doch einer solchen Interpretation der Befunde einen sehr gewichtigen Einwand machen. Greifen wir wieder auf das zurück, was wir über die reinen Linien und ihr Verhältnis zu den Populationen gehört haben und erinnern uns besonders des das Prinzip veranschaulichenden Langschen Schemas in Fig. 47 S. 122. Angesichts jener Tatsachen müßten

wir doch ernstlich in Erwägung ziehen, ob eine Variationsreihe des Coloradokäfers oder der Gartenschnecke nicht eine gemischte Population darstellt, in der zahlreiche Elementararten, prinzipiell gleich den reinen Linien, enthalten sind. Jede der erblichen Varietäten wäre dann ein Vertreter einer solchen Elementarart. Ist das richtig, so müßte allerdings, wenn wir uns jetzt an das Beispiel des Coloradokäfers halten, die Kurve der Population sehr merkwürdig aussehen. Es müßte, wie es nebenstehende Fig. 74 darstellt, in der Population eine Elementarart vorhanden sein, die über alle anderen darin enthaltenen so stark transgressiv ist, daß sie mit der Kurve des Phaenotypus der Popu-

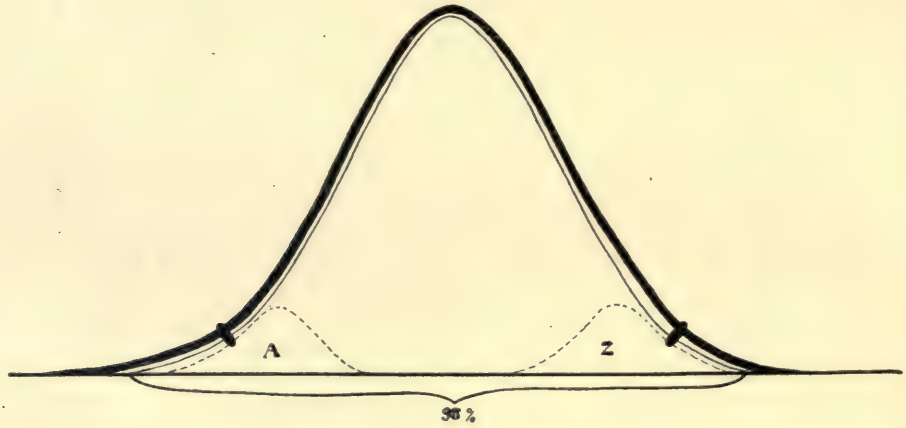


Fig. 74.
Schema zur Erläuterung des Verhältnisses erblicher Varianten zur Population beim Coloradokäfer.

lation zusammenfällt und alle die Kurven der anderen Elementararten einschließt. In nebenstehender Kurve ist die Kurve der Population dick gezeichnet, dann die Kurve der stark transgressiven Elementarart und außerdem zwei Kurven von auf der + resp. — Seite liegenden Elementararten, die den erblichen Varianten entsprächen. Eine andere Vorstellung von der Zusammensetzung der Population ist nicht denkbar, denn wir haben gesehen, daß die extreme Auswahl von Plus- oder Minusabweichern keine Verschiebung der Kurve bewirkt. Da dabei also die nichterblichen Varianten ausgewählt wurden, so muß in dieser Population eine Elementarart vorhanden sein von der Variationsbreite der

ganzen Population, der 98% aller Individuen (nur 2% sind ja erbliche Varianten) angehören. Dafür, daß nun diese erblichen Varianten weitere in der Population enthaltene Elementararten darstellen, die nur wegen der starken Transgression nicht von den fluktuierenden Varianten jener großen Elementarart unterschieden werden können, könnte ein Versuch von Tower angeführt werden. Werden erbliche Varianten ausgewählt und fortgepflanzt, so ergeben sie eine nach der betreffenden Seite der Kurve der Population verschobene Nachkommenkurve, die aber eine geringere Variationsbreite zeigt, sodaß eine Verschiebung über die Grenze der Population hinaus nicht erfolgt. Es wäre also ebenso, wie wenn in obigem Langschen Schema die Linien *A* oder *Z* ausgewählt worden wären. Auch die Langschen erblichen Varianten von Helix hortensis zeigen eine geringere Variabilität. Und trotzdem ist es nicht möglich, daß jene Vorstellung das richtige trifft. Denn es ist ganz undenkbar, daß bei dieser Verteilung der Elementararten in der Population nur 2% auf alle die kleinen vorhandenen Elementararten fallen können. Vollends widerlegt wird aber diese Möglichkeit dadurch, daß Tower die Zahl der erblichen Varianten im Experiment auf 62% steigern konnte. Das erlaubt nur eine Interpretation: Die erblichen Varianten sind keine in der Population vorhandenen Elementararten, sondern sind gewöhnliche fluktuierende Varianten, die persönlich die Fähigkeit erlangt haben, ihre Charaktere zu vererben. Das heißt aber nichts anderes, als sie sind Mutanten innerhalb der fluktuierenden Variabilität.

Für diese erhebt sich nun die Frage, ob sie den Ausgangspunkt neuer Formen geben können. Handelt es sich um selbstbefruchtende Pflanzen, so ist es klar, daß dem nichts im Wege steht. Und es ist sehr gut möglich anzunehmen, daß die vielen Elementararten, die sich innerhalb mancher Arten finden, auf diese Weise ihren Ursprung nehmen. Handelt es sich aber um nicht selbstbefruchtende Tiere, so kann eine solche erbliche Variante nur so lange bestehen, als scharfe Selektion stattfindet, wie Towers Experimente zeigen. Nebenstehende Fig. 75 gibt einen solchen Versuch wieder. Bei der 1. Generation wurden erbliche Minus- und Plusabweicher gewählt (*A*), die 11 Generationen hindurch konstant blieben, wenn sie isoliert gehalten wurden. Ließ man aber einen Teil

von ihnen von der 9. Generation ab mit den nicht erblichen Varianten zusammen, so kehrte alsbald nach Aufhören der Selektion die Form wieder zum ursprünglichen Mittelwert zurück (die gestrichelten Polygone). Wenn aber auch die Zuchtwahl stattfindet, so werden solche Formen doch nie über den Rahmen der Variation der Ausgangsart hinausgehen können und würden nur dann als selbständige Arten erscheinen können, wenn die Stammart ausstirbt. Eine wirkliche Artbildung ist also auf diesem Wege nicht möglich, der Rahmen der Mutterart wird nicht überschritten. Es kommen also entweder für die Artbildung die erblichen Varianten nicht in Betracht, sondern nur die extremen Varianten resp. echten de Vriesschen Mutanten, von denen es feststeht, daß sie ihre eigene und nicht verringerte Variabilität haben. Oder aber, die auf dem noch lange nicht genügend geklärten Gebiete vorliegenden Tatsachen werden so ergänzt werden, daß sich zeigt, daß die erblichen Varianten, vielleicht erst nach einigen Generationen, auch über die Variationsbreite der Stammeltern hinaus variieren (ein wenig zeigen das sogar die obigen Kurven Towers). Wodurch sie möglicherweise dazu veranlaßt werden könnten, deutet der Befund von Bumpus an, daß nach Amerika eingeführte Littorinen stärker variieren als vorher. Also ein leichter Wechsel äußerer Faktoren könnte vielleicht den gewünschten Effekt erreichen. Erzeugen diese neuen Formen dann wieder erbliche Varianten, dann ist eine Verschiebung der Variationskurve erreicht. Sollte sich das herausstellen, dann wären wir aber nach vielerlei Irrfahrten wieder zu Darwin zurückkehrt.

Denn Darwin, haben wir gesehen, war sich, besonders in jungen Jahren, völlig im Klaren über die Bedeutung der Mutationen, der Sports für die Artbildung. Aber auch in Bezug auf die Variation machte er, wenigstens in jungen Jahren, nicht den Fehler, der ihm so oft vorgeworfen wird. Wenn ihm auch noch die exakte Kenntnis der fluktuierenden Variabilität im Quetelet-Galtonschen Sinn fehlte, und wenn er vielleicht auch später die nicht erblichen Glieder der Variabilität zu wenig berücksichtigte, so war er sich doch ursprünglich darüber völlig im klaren, daß nicht alle Varianten erblich sind und daß für die Artbildung nur erbliche Varianten in Betracht kommen können. Sein Essay vom Jahre 1842, also 17 Jahre vor dem Erscheinen des Hauptwerks

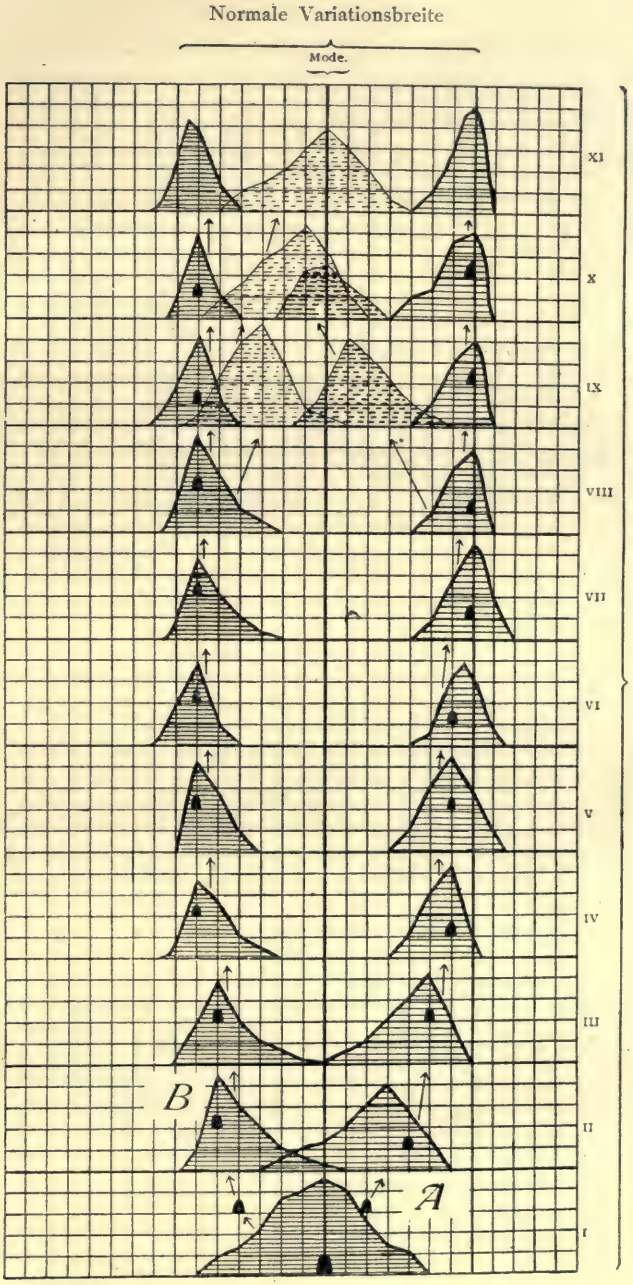


Fig. 75.

Selektionsversuch beim Coloradokäfer mit erblichen Varianten (Elementararten) in 8 Generationen. *AB* die ausgewählten Plus- resp. Minusabweicher, die Marken bezeichnen die Stellen der Auswahl. Nach Tower.

geschrieben, beginnt mit den Worten: „Ein einzelner Organismus, der unter neue Bedingungen gerät, variiert manchmal in geringem Maße und in ganz unbedeutenden Dingen wie Wuchs, Fettheit, manchmal Farbe, Gesundheit, Gewohnheiten bei Tieren und wahrscheinlich auch Disposition. Auch die Art der Lebensweise bringt gewisse Teile zur Entwicklung. Die meisten dieser geringen Variationen neigen dazu, erblich zu werden." Dazu kommt, daß zu Darwins Begriff der Variation vieles von dem gehört, was man jetzt Mutation nennt. Der Vorwurf, den man der Selektionslehre so oft macht, daß sie die Entstehung neuer Formen erklären wolle, trifft sie daher, wie Plate schon öfters hervorhob, gar nicht, da sie sich nur auf schon entstandene erbliche Varianten bezieht. Die oben aus den wichtigen Versuchen, vor allem Johannsens, gezogenen Schlüsse, daß die Selektion nicht im stande ist, den Typus zu verschieben, werden daher auch hinfällig, sobald es sich um erblich gewordene Fluktuationen handelt, und da es wahrscheinlich ist, daß jede fluktuierende Variation erblich werden kann, bestehen Darwins Grundanschauungen zu recht. Doch stehen wir gerade hier an einem Punkt, an dem weitere Experimentalstudien besonders not tun, die dann auch entscheiden müssen, ob erbliche Varianten selbst wieder, ebenso wie es für die de Vriesschen Mutanten nachgewiesen wurde, eine uneingeschränkte Variabilität bekommen können, oder ob die Variationsbreite der Stammart auch für sie eine unüberschreitbare Grenze bedeutet, die nur im Sprung, der großen Mutation, genommen werden kann. Nur wenn ersteres sich erweisen ließe, wäre die Rückkehr zu Darwin vollzogen. Dann erhübe sich aber mit besonderer Wichtigkeit die Frage: Welche Varianten werden erblich und unter welchen Umständen werden sie es, eine Frage, die sich im Wesentlichen mit der verwickelten Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften deckt. Ihr wollen wir die nächsten Vorlesungen widmen.

Neunte Vorlesung.

Darwinismus und Lamarckismus. Weismanns Determinantenlehre. Die Kontinuität des Keimplasmas. Soma und Keimplasma. Die sekundären Geschlechtscharaktere. Die Leitungsmöglichkeit vom Soma zu den Geschlechtszellen.

Wir haben uns am Schluß der letzten Vorlesung die äußerst wichtige Frage stellen müssen, welche Glieder der fluktuierenden Variabilität erblich werden können und unter welchen Umständen sie es werden. Wir wissen aber auch aus früheren Erörterungen, daß diese Variabilität ein Produkt der Einwirkung der äußeren Existenzbedingungen ist, nicht minder auch die über deren Maß hinausgehende Mutabilität. Die Frage kann also auch lauten: Können und wann können Veränderungen der Organismen auf ihre Nachkommen vererbt werden, die sie unter der Einwirkung äußerer Bedingungen erfahren haben? Da aber der Organismus nicht nur unter der Wirkung der Faktoren der Außenwelt variiert, sondern sich auch dauernd von innen heraus aus physiologischen Ursachen verändert, so erweitert sich die Frage zu der, ob überhaupt während des individuellen Lebens erworbene Eigenschaften sich vererben oder nicht. Die grundlegende Bedeutung dieser Frage für die Abstammungslehre zuerst erkannt zu haben, ist das unsterbliche Verdienst Lamarcks. Indem er sie bejahte, suchte er die Grundlage für die Veränderlichkeit der Tierformen zu legen, um auf ihr aufbauend die Tatsachen der Anpassung an die Umgebung zu erklären. Dieser aus dem Bedürfnis nach Vollkommenheit abgeleitete Erklärungsversuch hat ja bekanntlich in der Neuzeit seine Auferstehung gefeiert und vor allem durch Pauly eine philosophische Durcharbeitung erfahren. Da er sich aber zunächst noch nicht mit der exakten Methode des Experiments behandeln läßt, so braucht er uns auch hier nicht weiter zu beschäftigen. Wohl ist das aber der Fall mit dem ersten Teil von Lamarcks Lehre, mit der Vererbung erworbener Eigenschaften.

In Lamarcks Konzeption spielen eine besondere Rolle die inneren, physiologischen Faktoren, die die Organisation der Tiere verändern, vor allem die Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch. Ein stark

in Anspruch genommenes Organ nimmt zu, ein unbenutztes bildet sich zurück. Vererben sich solche Veränderungen, so ist eine allmähliche Steigerung in dieser oder jener Richtung denkbar. Das klassische Beispiel dafür ist die Rückbildung der Augen von im Dunkeln lebenden Tieren. Da es keinem Zweifel unterliegt, daß sie ebenso wie ihre nächsten Verwandten einst gut ausgebildete Augen besaßen, so ist es der Nichtgebrauch, der die Organe atrophieren ließ, und indem diese erworbene Variation erblich wurde, entstanden schließlich von Geburt an und erblich augenlose Tiere. Die Nach-Lamarcksche Entwicklungslehre, die ja vor allem an den Namen Darwins geknüpft ist, hat nun bekanntlich dadurch vor allem ihren durchschlagenden Erfolg errungen, daß sie in dem Zuchtwahlprinzip eine bessere Erklärung der Anpassungserscheinungen geben konnte, als es Lamarck vermochte. Die Grundlagen aber jenes Versuchs, die Erblichkeit der milieubedingten Variationen, hat sie zunächst unverändert übernommen. So schreibt Darwin in der schon mehrfach erwähnten frühen Fassung seiner Lehre aus dem Jahre 1844: „Unter gewissen Bedingungen werden organische Wesen selbst während ihres individuellen Lebens von ihrer gewohnten Form, Größe, oder anderen Charakteren weg etwas verändert: und viele dieser so erworbenen Besonderheiten werden auf ihre Nachkommenschaft vererbt. So werden bei den Tieren Größe und Kraft des Körpers, Mästung, Reifezeit, Charaktere des Körpers, der Bewegungen, des Verstandes und Temperaments verändert oder während des individuellen Lebens erworben und dann vererbt. Man hat allen Grund zu glauben, daß, wenn lange Übung gewisse Muskeln stark entwickelt oder Nichtgebrauch sie geschwächt hat, dies auch vererbt wird."

Erst in der Neuzeit würden ernste Zweifel an der Möglichkeit der Vererbung der erworbenen Eigenschaften wach, und jetzt sehen wir die Biologen in zwei Lager gespalten, zwischen denen eine Verständigung zunächst noch nicht möglich erscheint. Diese Veränderung ging von theoretischen Auffassungen aus, die als extremer Darwinismus bezeichnet werden können. Weismann war es, der in den achtziger Jahren den Versuch unternahm, die Abstammungslehre auf eine extrem ausgebaute Zuchtwahllehre zu basieren, und die im Anschluß daran von ihm ausgearbeitete Vererbungstheorie führte ihn dazu, die Vererbung

erworbener Eigenschaften als unmöglich abzulehnen. Wenn wir auch in diesen Vorlesungen uns bemühen wollen, die Theorien weit hinter den Tatsachen zurücktreten zu lassen, so ist es in diesem Fall nicht anders möglich, als die Schilderung der Tatsachen von den theoretischen Voraussetzungen ausgehen zu lassen. Haben sie doch den eigentlichen Anstoß zur experimentellen Erforschung des Problems gegeben, und wird doch die Tragweite der positiven Resultate vielfach nur im Zusammenhang mit ihrem theoretischen Ausgangspunkt verständlich.

Es ist uns nun schon öfters die Vorstellung begegnet, daß sich in den Geschlechtszellen, die ja die ganze Erbmasse des Organismus enthalten, Vertreter aller jener unzähligen Eigenschaften finden müssen, aus denen ein Lebewesen besteht. Es ist dabei zunächst gleichgültig, in welcher Weise wir uns diese Erbeinheiten, die Gene oder Determinanten, vorstellen wollen, ferner ob wir jeder Eigenschaft eine Determinante zuordnen oder im Anschluß an Rhumbler uns mit einer geringeren Zahl von Genen begnügen, als Eigenschaften vorhanden sind. Weismann stellt sich nun vor, daß die Ausbildung der Zellen des Körpers zu bestimmten Organen oder Funktionen im Lauf der Entwicklung so zu stande kommt, daß die Determinanten der Erbmasse auseinander geteilt werden und so schließlich eine jede in die bestimmte Zelle gelangt, deren Wesen sie determinieren soll. Nun haben aber alle die Geschlechtszellen der kommenden Generation die Fähigkeit, den gleichen Organismus wieder hervorzubringen, sie müssen also in ihrer Erbmasse, oder, in Weismanns Ausdrucksweise, ihrem Keimplasma, auch das gesamte Determinantenmaterial besitzen. Die Bildung von so beschaffenen Geschlechtszellen ist demnach nur denkbar, bevor die Aufteilung der Determinanten auf die Körperzellen vor sich geht. Die einfachste Weise, sie sich vorzustellen, wäre demnach die, daß die befruchtete Eizelle sich zunächst in zwei gleiche Zellen teilt. Von diesen behielte die eine ihr ganzes Determinantenmaterial und übertrüge es als Ganzes auf die aus ihr entstehenden Tochterzellen. Aus diesen, die somit die ganze Erbmasse enthalten, entständen dann ausschließlich die Geschlechtszellen. Die andere Zelle aber hält in ihren weiteren Teilungen die Determinanten nicht beisammen, sie verteilen sich auf die Tochterzellen und bestimmen so deren Entwicklungsrichtung.

Aus ihren Derivaten geht somit der ganze übrige Körper, das Soma, hervor. Es besteht somit ein prinzipieller Gegensatz zwischen Soma und Keimplasma. Das letztere hat eine Kontinuität von Generation zu Generation, ist dem Körper gegenüber sozusagen unsterblich. Ist das aber der Fall, so können neue Eigenschaften oder Veränderungen nur in dem Determinantenkomplex des Keimplasma entstehen. Was am Soma sich ereignet, berührt das kontinuierliche und von Anfang an reservierte Keimplasma nicht. Mit anderen Worten ausgedrückt heißt das aber, somatische Veränderungen, oder, wie man gewöhnlich sagt, erworbene Eigenschaften sind nicht erblich. So sieht in kurzen Zügen das berühmte Ideengebäude aus, von dem aus unser Problem seine Neuorientierung erfuhr.

Es ist also ersichtlich, daß sich Weismanns gesamte Schlußfolgerungen auf der Determinantenlehre aufbauen. Man könnte ihre Berechtigung also prüfen, indem man jene Lehre einer kritischen Betrachtung unterzieht, wie es seine zahlreichen Gegner auch getan haben. Wir wollen diesen Weg aber nicht einschlagen, da unser Problem, die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften, ein solches ist, das unabhängig von theoretischen Voraussetzungen behandelt werden kann und muß. Sagt doch auch Weismann selbst darüber: „Fürs erste aber müssen wir die Tatsachen zu Rate ziehen und uns von ihnen allein leiten lassen. Beweisen sie, oder machen sie auch nur wahrscheinlich, daß eine solche Vererbung existiert, so muß dieselbe auch möglich sein, und unsere Aufgabe ist nicht mehr sie zu läugnen, sondern ihre Möglichkeit verstehen zu lernen.“ Aber ein wesentlicher Punkt aus Weismanns Theorien muß einer gesonderten Betrachtung unterzogen werden, weil er in wirklich enger Beziehung zu vielen Beobachtungstatsachen steht und weil die kritische Würdigung der Tragweite der später anzuführenden Experimente vielfach auf ihn zurückgreifen muß: die Lehre von der Kontinuität des Keimplasma.

Wie wir gesehen haben, erfordert sie eine scharfe Trennung des Soma von dem in den Geschlechtszellen — vielleicht ihren Chromosomen, wie wir in der ersten Vorlesung sahen — gegebenen Keimplasma. Dies soll eine substantielle Kontinuität von Generation zu Generation besitzen, stellt also gewissermaßen die gerade Linie dar,

die die Generationen einer Art von Lebewesen mit einander verbindet, an der das Soma als vergänglicher Seitenzweig sitzt. Wäre diese Idee eine einfache theoretische Fiktion, so könnten wir sie ruhig zunächst auf sich beruhen lassen; das ist aber nicht der Fall, es gibt vielmehr eine Reihe von Tatsachen, die ihr für manche Fälle Realität verleihen. Solche Tatsachen müssen nun derart beschaffen sein, daß sich die Geschlechtszellen eines Individuums in seiner Entwicklung als wohl abgegrenzte Einheiten rückwärts verfolgen lassen bis zum befruchteten Ei, eine kontinuierliche Reihe, die man als Keimbahn bezeichnet. Und es gibt in der Tat nicht wenige Vertreter verschiedenartiger Tiergruppen, bei denen das der Fall ist. Vielleicht der typischste Fall ist der von Boveri entdeckte der Keimbahn von Ascaris megalocephala. Er ist dadurch so besonders klar, daß bei diesem Spulwurm eine charakteristische celluläre Differenz zwischen den Geschlechtszellen und Körperzellen besteht. Während erstere in ihren Kernen 4 resp. bei einer anderen Varietät 2 große schleifenförmige Chromosomen enthalten, besitzen letztere zahlreiche, kleine, stäbchenförmige. Das befruchtete Ei besitzt 4 Chromosomenschleifen; teilt es sich dann in zwei Furchungszellen, so bleiben sie in einer erhalten, in der anderen aber zerfallen sie in viele kleine Körner, wobei die Schleifenenden zu Grunde gehen (Fig. 76). Die erstere Zelle gibt dann bei ihrer weiteren Teilung eine Tochterzelle mit Schleifenchromosomen und eine solche, bei der der Zerfall mit der Zerstörung der Schleifenenden, die Diminution, stattfindet und so geht es immer weiter, wie es das Vierzellenstadium in Fig. 76 zeigt. Die Zelle aber mit den 4 Schleifenchromosomen erweist sich als die Keimbahnzelle, nur aus ihr gehen später die Geschlechtszellen hervor, alle anderen aber, die die Diminution erfahren haben, geben das Soma mit all seinen Elementen. Hier ist also während der ganzen Entwicklung eine wirklich nachweisbare Trennung von Soma und Keimplasma mit Kontinuität des letzteren gegeben.

Wenn auch außerhalb der kleinen Gruppe der Nematoden eine so klare Charakterisierung einer Keimbahn durch Differenzen der Zellkerne nicht wieder bekannt geworden ist, so hat sich doch in vielen Fällen eine echte Keimbahn durch genaues Verfolgen der Entwicklung von Zelle zu Zelle erweisen lassen, so bei Würmern, Krebsen, Insekten.

Ja es scheint sich sogar immer mehr herauszustellen, daß in solchen Fällen die Keimbahn auch von Anfang an durch die Anwesenheit besonderer Substanzen morphologisch charakterisiert ist. Die betreffenden Zellen der Keimbahn enthalten, diesmal nicht im Kern, sondern im Protoplasma, Bestandteile, die nur ihnen zukommen und deren Her-

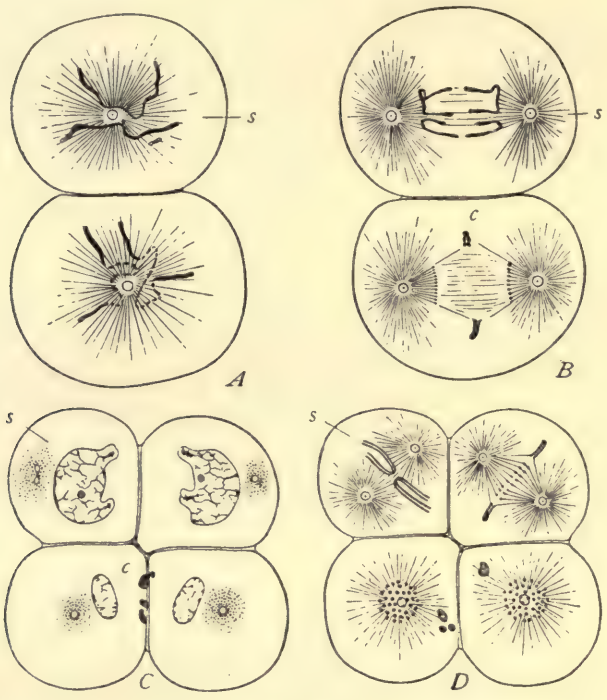


Fig. 76.
Zwei- und Vierteilung des Ascariseies. Die Zellen *s*, in denen die Chromosomen nicht zerfallen, bezeichnen die Keimbahn. Nach Boveri aus Wilson.

kunft unter Umständen eine sehr absonderliche sein kann, wie es von Buchner für Pfeilwürmer, von Weismann, Amma für Krebse, von Ritter, Kahle, Silvestri für Insekten gezeigt werden konnte. Bemerken wir schließlich noch, daß eine solche prinzipielle Differenz von Soma und Keimplasma sogar schon innerhalb der einfachen Protozoenzelle durchgehends vorhanden zu sein scheint (Schaudinn, Gold-

schmidt), so erscheint die Weismannsche Annahme einer Kontinuität des Keimplasma in der Tat höchst verführerisch.

So klar aber die erwähnten Fälle liegen, so wenig lassen sich dadurch alle jene aus der Welt schaffen, in denen eine derartige Kontinuität nicht nachweisbar, ja unmöglich ist. Es gibt eine ganze Anzahl von Tiergruppen, wie vor allem die Wirbeltiere, bei denen die Geschlechtszellen sich erst sehr spät aus Zellen differenzieren, die bis dahin sich gar nicht von anderen Elementen des Soma unterschieden. Und wenn sich gar die Angaben bestätigen, nach denen die Urgeschlechtszellen bei Bandwürmern sich aus schon differenzierten Körpergewebezellen bilden können (Child) oder ebenso bei Amphibien aus Dotterzellen (Kuschakewitsch), dann ist es wohl als erwiesen zu betrachten, daß hier von einer Kontinuität des Keimplasma nicht die Rede sein kann. Und das gilt in erhöhtem Maße von allen jenen Formen, bei denen verwickelte Knospungsprozesse zwischen die geschlechtliche Fortpflanzung eingeschoben sind, wie Bryozoen und Salpen. Und gar erst die Schwierigkeiten, die aus den Tatsachen der Regeneration erwachsen! Ein winziges Stück der Kieme des Ascidie Clavellina vermag das ganze Tier zu regenerieren, ein Wurm, dessen Geschlechtsorgane sich in typischen Körperabschnitten entwickeln, vermag sie, wenn abgeschnitten, aus den Körperteilen zu regenerieren, die von selbst nie Geschlechtszellen geliefert haben würden! Keine noch so ausgeklügelten Hilfsannahmen können in solchen Fällen eine Kontinuität des Keimplasma supponieren. Im Pflanzenreich aber, das sich doch in allen Erblichkeitsfragen nicht vom Tierreich trennen läßt, kann überhaupt von einer Keimbahn nicht die Rede sein. Bekanntlich kann sich ja von jeder Parenchymzelle eines Begonienblattes aus eine neue Pflanze entwickeln. Aber die Tatsachen, in denen die Kontinuität nachweisbar ist, bleiben zu Recht bestehen und es bleibt nur die Frage, ob ihnen eine für die Vererbungslehre grundlegende Bedeutung in Weismanns Sinn zukommt, oder ob sie nicht nur der Ausdruck spezieller entwicklungsmechanischer Verhältnisse sind.

Für die Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften könnte man nun sagen, kommt die Keimbahnfrage gar nicht so sehr in Betracht. Die Eigenschaften, um die es sich handelt, die durch Wirkung der Außenwelt, Gebrauch und Nichtgebrauch erlangt werden, verändern

ja den Organismus gewöhnlich zu einer Zeit, wo seine Geschlechtszellen differenziert im Körper vorhanden liegen. Und die Frage ist nur die, ob sie dann ein untrennbares Glied des Körpers darstellen oder eine selbständige Einheit, die gewissermaßen — dieser Vergleich ist gezogen worden — als Parasit im Soma lebt, sich von diesem zwar ernähren und erhalten läßt, ohne sich aber in seinem inneren Wesen von ihm beeinflussen zu lassen. Und eine solche Annahme der unabhängigen Existenz von Soma und Geschlechtszellen, wie sie Weismanns Lehre erforderte, könnte es versuchen, gewisse interessante Experimentaltatsachen zu ihren Gunsten anzuführen, Experimente, die sich auf das Verhältnis der Geschlechtsdrüsen zu den sekundären Geschlechtscharakteren beziehen.

Bekanntlich bezeichnet man als solche somatische Merkmale, die das eine Geschlecht vor dem anderen auszeichnen, wie das Geweih des Hirsches, das prächtige Kleid männlicher Vögel, die besondere Fühlerform männlicher Insekten. Es ist nun eine altbekannte Tatsache, daß in vielen Fällen diese sekundären Geschlechtscharaktere auf das engste mit den betreffenden Geschlechtsdrüsen zusammenhängen. So entwickelt sich beim Menschen die männliche Stimme erst in der Zeit des Heranreifens der Geschlechtsdrüsen zur Funktion, bei Kastraten findet aber die Stimmwandlung nicht statt. Man könnte also auf den Gedanken kommen, aus solchen und ähnlichen Tatsachen auf eine enge stoffliche Beziehung zwischen bestimmten somatischen Eigenschaften und Geschlechtszellen zu schließen. Und was für die sekundären Sexualcharaktere erwiesen wäre, müßte für andere somatische Eigenschaften wenigstens denkbar sein. Es hat sich aber gezeigt, daß man in diesem Punkt sehr vorsichtig sein muß, denn die Beziehungen zwischen Keimzellen und jenen Charakteren sind nicht so einfacher Natur. Vor allem ließ sich nachweisen, daß es sicher Tiere gibt, bei denen jene Eigenschaften von den Geschlechtszellen gänzlich unabhängig sind. Es geht das aus den in ihren Resultaten völlig übereinstimmenden Versuchen von Oudemans, Kellogg, Meisenheimer, Kopec mit Sicherheit hervor. Meisenheimer, der die von Oudemans mit Erfolg inaugurierten Versuche auf breiter Basis weiterführte, arbeitete mit dem Schwammspinner Lymantria dispar. Bei diesem Schmetterling, wie auch bei

vielen anderen Insekten, sind die Geschlechtsdrüsen schon auf frühem Raupenstadium völlig differenziert, lange ehe die erst im Schmetterling auftretenden äußeren Geschlechtsdifferenzen sichtbar werden. Diese bestehen in diesem Fall darin, daß das große Weibchen weiße Flügel mit unscharfen dunkeln Binden besitzt, während das kleine Männchen braun gezeichnete Flügel aufweist. Wurden nun den Raupen die Geschlechtsdrüsen, deren Lage aus nebenstehender Figur 77 hervorgeht, zerstört, so übte dies auf das Kleid des daraus sich entwickelnden Falters gar keinen Einfluß aus: auch die Schmetterlinge aus kastrierten Raupen, die demnach auch keine Geschlechtsdrüsen besaßen, zeigten ihre typischen sekundären Geschlechtscharaktere. Nun wurde geprüft, ob vielleicht die Anwesenheit der entgegengesetzten Drüse einen Einfluß ausüben könne. Männliche Raupen wurden also ihres Hodens beraubt und dafür ihnen der Eierstock einer anderen Raupe eingesetzt, und ebenso umgekehrt. Die falschen Geschlechtsdrüsen entwickeln sich in diesem Fall ganz normal weiter. Die sekundären Geschlechtscharaktere bleiben aber gänzlich unbeeinflußt; es kommen z. B. typisch männliche Falter mit all ihren Eigenheiten zum Vorschein, die dabei den ganzen Leib voller reifer Eier haben. Es wäre nun noch die Möglichkeit vorhanden, daß die Zerstörung oder Transplantation der Geschlechtsdrüse auf einem zu späten Stadium vorgenommen wurde, sodaß ihr Einfluß auf das Soma bereits abgeschlossen war. Hegner konnte diesem Einwand begegnen, indem er die Geschlechtsdrüse bereits in ihrer Embryonalanlage — die Insekten haben eine typische Keimbahn — zerstörte, ohne daß dadurch eine Beeinflussung der sekundären

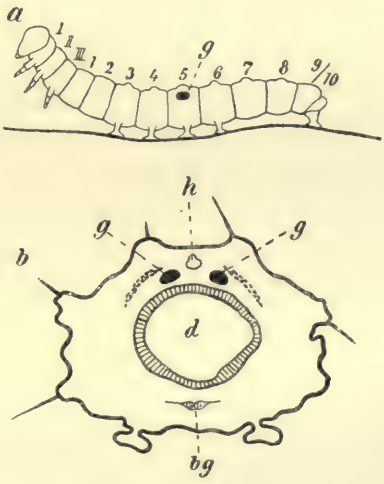


Fig. 77.
Raupe von Lymantria dispar, ganz und im Querschnitt (*b*) um die Lage der Geschlechtsdrüsen *g* zu zeigen. *d* Darm, *h* Herz, *bg* Bauchmark. Nach Meisenheimer.

Geschlechtscharaktere eintrat. Meisenheimer erreichte die gleiche Wirkung auf anderem Weg. Er stellte das frühe embryonale Stadium für ein in Betracht kommendes Organ, die Flügel, gewissermaßen künstlich her, indem er ihre Anlagen, die Imaginalscheiben, zerstörte und sie so zur Neuentwicklung durch Regeneration zwang. Die gleichen Tiere erhielten aber auch eine Geschlechtsdrüse des entgegengesetzten Geschlechts nach Entfernung der eigenen implantiert. Der regenerierte Flügel erwies sich dann immer als der für das ursprüngliche Geschlecht zu erwartende. Diese Versuche zeigen also mit Sicherheit, daß die Geschlechtsdrüsen und bestimmte für das Geschlecht charakteristische somatische Eigenschaften voneinander völlig unabhängig sein können.

Nichts wäre aber verkehrter, als wollte man aus solchen Tatsachen den Schluß ziehen, daß die Geschlechtszellen überhaupt im Körper ein unabhängiges Sonderdasein führen. Gerade die Beziehung zu den sekundären Geschlechtscharakteren kann über den uns interessierenden Punkt, die Beziehung zwischen Soma und Keimzellen, gar nichts aussagen. Denn wenn es sich erweisen ließe, daß das Auftreten solcher Charaktere unter Umständen von der Anwesenheit der Geschlechtsdrüsen unabhängig ist, so besagt das nur, daß die sekundären Geschlechtscharaktere in solchen Fällen Teilausdrücke der Geschlechtlichkeit des ganzen Organismus sind; und da wir wissen, wie später zu besprechen sein wird, daß bei den Insekten das Geschlecht mit der Befruchtung festgelegt ist, so ist es auch nicht weiter merkwürdig, daß eine jede Körperzelle von bestimmtem Geschlecht ist, nur die Charaktere eines Geschlechts hervorbringen kann. Außerdem zeigen aber auch die Versuche an anderen Objekten, daß die Verhältnisse viel verwickelter liegen können, als in jenen Schmetterlingsexperimenten. Wir gingen bereits von den allbekannten Tatsachen aus, daß bei vielen Tieren die Kastration die Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale hemmt oder aufhebt. Der Eunuch, der Ochse, der Wallach, die Poularde sind die jedermann geläufigen Beispiele. Es konnte nun schon durch ältere Versuche Nussbaums und anderer Forscher gezeigt werden, daß man bei kastrierten Tieren das Auftreten der sekundären Geschlechtscharaktere wie die Daumenschwielen der männlichen Frösche durch Injektion von Hodenteilen hervorrufen kann; ferner, daß man bei weiblichen

Tieren eine Annäherung an männliche Charaktere, z. B. bei Hühnern geschwollene Kämme und Streitlust, auf gleichem Wege hervorrufen kann. Die ausgedehnten Experimente von Steinach haben in jüngster Zeit dafür ein einwandfreies Material erbracht. Er konnte an Amphibien wie Säugetieren zeigen, daß für die sekundären Geschlechtsmerkmale, besonders auch die nervösen Reflexe wie der Umklammerungstrieb der Frösche, eine innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen verantwortlich zu machen ist, die, wie von anatomischer Seite (Bouin usw.) schon lange festgestellt ist, von besonderen interstitiellen Drüsengeweben ausgeübt wird.

Die Verhältnisse der sekundären Geschlechtscharaktere scheiden also für die erste Vorfrage aus, die das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften erfordert, die Frage der Wechselbeziehung zwischen Soma und Keimzellen. Es besteht nun die Frage, ob sich auf anderem Wege Materialien in dieser Richtung beibringen lassen. Man könnte ja sagen, daß es gar nicht der Mühe wert ist, diesen Punkt zu diskutieren, da es doch eigentlich selbstverständlich ist, daß die Keimzellen am Stoffwechsel des Gesamtorganismus teilnehmen, vor allem aus diesem die gesamte Nahrung beziehen, die sie benötigen. Es gibt Eizellen, die der Ascidien, für die sich hat nachweisen lassen (Conklin), daß ihr Protoplasma in seinen verschiedenen Regionen von verschiedener chemischer Zusammensetzung ist, und jede dieser Regionen vermag nur bestimmte Organbezirke des späteren Tieres zu liefern. Aber ein solches Ei entsteht auch aus einer winzigen Ureizelle mit geringer Menge undifferenzierten Protoplasmas. Seine für die Entwicklung so wichtigen Anlagesubstanzen muß es in letzter Linie also aus dem Körper bezogen haben. In diesen Fällen aber liegen regelmäßige Stoffwechselprozesse vor. Da es sich aber bei unserem Problem darum handelt, daß neue Fähigkeiten des Soma auf die Geschlechtszellen übergehen, so muß, um jedem Einwand zu begegnen, vorher gezeigt werden, daß auch normalerweise nicht vorhandene Substanzen vom Soma den Geschlechtszellen übermittelt werden können. Man hat vielfach eine derartige Überleitung direkt als Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften angeführt. Eine Berechtigung dazu wäre vorhanden, wenn es feststünde, daß neue Erbeigenschaften ebenfalls als spezifische

Substanzen in die Geschlechtszellen eingehen. Solange wir aber darüber nichts wissen, können derartige Befunde nur dazu dienen, zu zeigen, daß eine chemische Leitung vom Soma zu den Geschlechtszellen stattfindet. Könnte allerdings gezeigt werden, daß derartige Substanzen in die Erbmasse eingehen, sich also in Erblichkeitsfragen, z. B. bei Bastardierung, eben so verhalten wie andere Erbeinheiten, dann könnte auch aus solchen Versuchen ein Beweis zu Gunsten solcher Vererbung abgeleitet werden.

Die Tatsache einer Überführung ungewohnter Stoffe vom Soma in die Keimzellen und ihr späteres Wirksamwerden im Tochterorganismus läßt sich allerdings vielfach beweisen. In der elementarsten Form geschieht es durch Übertragung körperfremder Substanzen wie gewisser Farbstoffe durch das Soma über die Keimzellen zur Nachkommenschaft. So wurde der Fettfarbstoff Sudan, den Sitowsky an Pelzmotten, Riddle an Hühner und Schildkröten verfütterte, in den Eiern abgelagert und auch auf die Nachkommenschaft übertragen. Und der damit als möglich erwiesene Weg wird dann auch unter Umständen von vom Körper selbst auf unnormalen Reiz hin gelieferten Substanzen eingeschlagen. Das beweisen vor allem die Erfahrungen der erblichen Immunität. Bekanntlich hat der Organismus die Fähigkeit, der Vergiftung durch die Produkte von Krankheitserregern vielfach dadurch zu begegnen, daß er spezifische Schutzstoffe bildet, die ihm eine Immunität gegen die gleiche Schädigung verleihen. Es ist nun bekannt, daß diese experimentell erzeugte Immunität noch auf die Nachkommen übertragen werden kann. So lange die Übertragung allerdings nur beim Säugetier von Mutter auf Kind bekannt war, konnte sie als durch das Blut bei der embryonalen Ernährung im Uterus übertragen gedacht werden. Seitdem es aber gelungen ist zu zeigen, daß auch vom Vater die erworbene Immunität übertragen werden kann, ist der Beweis als erbracht anzusehen, daß die Immunstoffe vom Soma auf die Geschlechtszellen übergehen.

Damit ist aber gesagt, daß der chemische Leitungsweg, der vom Soma zu den Geschlechtszellen führt, im Prinzip genau der gleiche ist wie der, der von einer Körperzelle zur anderen führt. Für die einfache Übertragung einer Eigenschaft von einer zur anderen Zelle gibt es aber

Beispiele, die sich nicht nur auf die Zellen im Gewebsverband beziehen, sondern auch auf frei sich teilende Zellen bei ungeschlechtlicher Vermehrung, Beispiele, die somit unserem Problem um einen Schritt näher stehen. Während Untersuchungen dieser Art an Infusorien (Jennings) bisher noch keine klaren Resultate zeitigten, hat man an Mikroorganismen mancherlei interessante Befunde erzielen können. Goebel vermochte den blutroten Micrococcus prodigiosus, auf dessen Wachsen bekanntlich die Erscheinung der blutenden Hostie beruht, durch Kultur auf alkalischem Agar weiß umzuzüchten. Wuchs er lange genug so und kam dann wieder auf Kartoffel zurück, so blieb er noch eine Zeitlang weiß. Neuere Studien über den gleichen Gegenstand haben gezeigt (Wolf), daß man durch Chemikalienwirkung auch bei ganz reinem Ausgangsmaterial (reine Linien) derartige Veränderungen erzielen kann, die teils nach Aufhören der Kulturbedingungen wieder zurückschlagen, teils auch erhalten bleiben. Wir werden darauf noch zurückkommen. In diesem wie in anderen Fällen, etwa Hansens Erzeugung der Oberhefe durch „Mutation" ist also erwiesen, daß eine künstliche Veränderung in einer Zelle so weitgehend sein kann, daß sie bei der Zellteilung dauernd auf die Derivate übertragen wird. Wir haben also erstens die Möglichkeit einer stofflichen Übertragung im Raum, von einer Zelle zur anderen, zweitens eine solche in der Zeit, von einer Zelle zu ihren Derivaten. Letztere kann eine vorübergehende sein, oder eine dauernde, erbliche. Welcher Art sie ist, muß ja wohl von dem Wesen der im Experiment erzeugten Substanzen abhängen. Somit muß auch eine Übertragung von somatischen Abänderungen auf die Nachkommen möglich sein, vorausgesetzt, daß die betreffenden abgeänderten Substanzen zu den Geschlechtszellen geleitet werden, was sich als prinzipiell möglich erwies, und vorausgesetzt, daß sie derart sind, daß sie in der „Erbmasse" die entsprechenden nicht abgeänderten dauernd ersetzen, was sich eben auch als möglich zeigte. Es ist nunmehr nur fraglich, ob der so als gangbar erwiesene Weg der stofflichen Übertragung nicht etwas von dem Vorgang der Vererbung neuer somatischer Eigenschaften gänzlich Verschiedenes darstellt? Die Frage darf aber nur an der Hand der Tatsachen beantwortet werden, nicht auf Grund theoretischer Vorstellungen über die Erbeinheiten und dergleichen.

Wir werden ihrer Lösung schon näher kommen, wenn wir zusehen, ob nicht auch normalerweise im Organismus enthaltene Fähigkeiten oder Eigenschaften in gewissermaßen leitender Verbindung mit den Geschlechtszellen stehen. Soll eine derartige Verbindung bewiesen werden, so gibt es dafür wohl nur einen Weg: Die Geschlechtszellen eines Organismus müssen durch andere ersetzt werden, die sicher noch nicht unter dem supponierten Einfluß der betreffenden somatischen Eigenschaften gestanden haben, um dann zu sehen, ob in ihnen eine auf die Nachkommenschaft übertragbare Veränderung in der Richtung der betreffenden Eigenschaften vor sich geht. Solche Versuche sind denn auch, allerdings mit wechselndem Erfolg, angestellt worden. Zu einem positiven Resultat führten die Experimente, die Guthrie an Hühnern ausführte. Es gelang ihm, die Eierstöcke junger Hühner in andere zu transplantieren, wo sie so gut einwuchsen, daß sie später normal abgelegte Eier lieferten. Er benutzte nun eine weiße Hühnerrasse, die in den Kontrollzuchten nur rein weiße Nachkommenschaft lieferte, und eine ebensolche schwarze und vertauschte die Eierstöcke schwarzer und weißer Hennen. Es wurden dann die schwarzen Hennen mit weißem Ovar ebenso wie die weißen Hennen mit schwarzem Ovar von weißen wie von schwarzen Hähnen befruchtet. Dabei zeigte sich in zwei Versuchen besonders klar, daß die Farbe der Tragamme auf die Nachkommenschaft einen Einfluß ausübte. Wurde ein schwarzes Huhn, dem ein weißes Ovar implantiert war, von einem weißen Hahn begattet, so ergab die Nachkommenschaft, wie Fig. 77a obere Reihe zeigt, 9 weiße und 11 weiß und schwarze Küken. Wurde umgekehrt ein weißes Huhn mit schwarzem Ovar von einem schwarzen Hahn begattet, so ergab die Nachkommenschaft (Fig. 77a unten) 12 schwarz und weiße Küken. Es muß also die Farbe der Mutter auf die fremden Eier einen derartigen Einfluß geübt haben, daß sie die Fähigkeit sie zu zeigen auf die Nachkommenschaft vererbten.

Sind diese Versuche einwandfrei, was allerdings bei der Fülle der möglichen Fehlerquellen, auf die von vielen Seiten schon hingewiesen wurde, von dem Ausfall einer Nachprüfung abhängig gemacht werden muß, so beweisen sie in der Tat, daß auch normale somatische Eigenschaften ihr Wesen den Geschlechtszellen, die sie noch nicht enthalten

konnten, und damit der Nachkommengeneration übermitteln können. Wir werden später Versuche von Kammerer kennen lernen, die in gleicher Richtung liegen und sogar noch einen Schritt weiterführen. Es darf aber auch nicht verschwiegen werden, daß aus anderen Experimenten ein negatives Resultat in dieser Richtung abgelesen werden könnte. Solche negativen Resultate erhielt z. B. Castle bei Kaninchen.

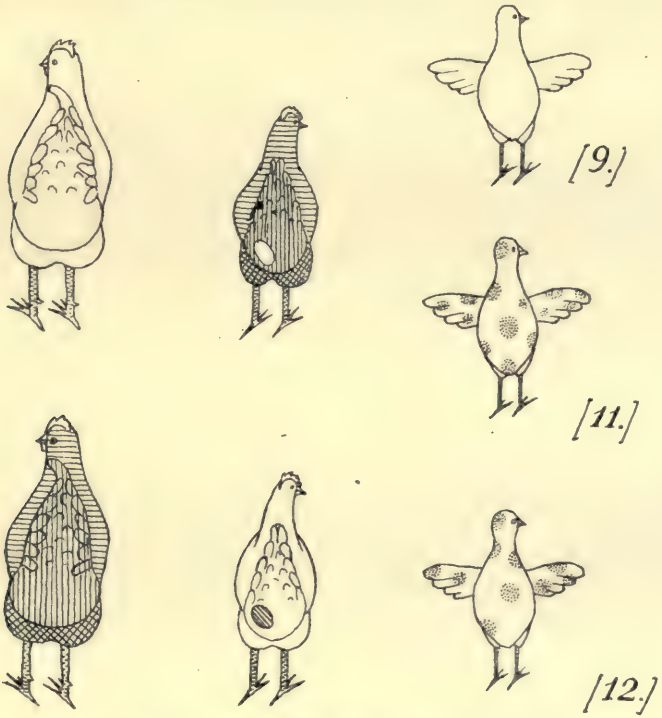


Fig. 77a.
Schematische Darstellung von Guthries Transplantationen der Hühnerovarien. Nach Guthrie aus Godlewsky.

Morgan hat uns ferner vor kurzem mit den interessanten Ergebnissen bekannt gemacht, die er an Ascidien erhielt. Bei diesen hermaphroditen Tieren lassen sich die Eier eines Tieres, wie so oft im Tier- und Pflanzenreich, nicht von den Spermatozoen des gleichen Tieres befruchten. Es wurde nun der Eier enthaltende Ovidukt eines Tieres abgebunden und in den Körper eines anderen implantiert, um zu sehen, ob dadurch die

Eier einmal vom fremden Körper die Fähigkeit annehmen, sich mit den Spermatozoen ihres ursprünglichen Körpers befruchten zu lassen, andererseits die Befruchtungsfähigkeit mit dem Samen des Wirtskörpers verlieren. Beides trat aber nicht ein. Es ließe sich also daraus ableiten, daß eine Eigenschaftsleitung vom Soma auf die Keimzellen nicht stattgefunden hatte. Gegen einen solchen Schluß läßt sich aber anführen, daß diese Immunität der Eier gegen das eigene Sperma wahrscheinlich gar nicht eine vom Körper stammende Eigenschaft ist, sondern ein persönliches Verhalten der Eioberfläche. Sodann könnte auch, wenn das nicht der Fall wäre, der Versuch nur dann als negativ bezeichnet werden, wenn die ganzen jungen Eierstöcke transplantiert worden wären und dann die auf natürliche Weise im fremden Körper abgesetzten Eier als Material gedient hätten. Auch die negativen Befunde von Heape ließen sich hier anschließen, der befruchtete Eier eines Angorakaninchens in die Gebärmutter eines belgischen Kaninchens übertrug; es wurden dann reine Angorakaninchen geboren. Daß eine Beeinflußung nach der Befruchtung des Eies nur durch die Embryonalernährung noch möglich sein sollte, ist allerdings auch nicht zu erwarten.

Wir können also sagen, daß es wohl Tatsachen gibt, die dafür sprechen, daß auch normalerweise im Soma vorhandene Eigenschaften wie die schwarze Färbung der Federn bei Guthries Hühnern, in leitender Verbindung mit den Geschlechtszellen stehen, wenn wir auch gerade in diesem Punkt vor der Hand noch recht vorsichtig sein müssen. Es ist die größte Vorsicht in den Schlußfolgerungen ja auch nirgends mehr am Platz, als gerade bei diesem so verworrenen Problem. Aber auch bei aller Skepsis müssen wir nach dem Vorhergehenden zugeben, daß kein Grund vorhanden ist anzunehmen, daß die Geschlechtszellen im Organismus liegen wie ein fremder Einmieter, der keinerlei Verbindungen mit allen übrigen Hausgenossen besitzt, sondern daß die Möglichkeit besteht, daß den Geschlechtszellen vom Soma Dinge mitgeteilt werden, die sie auf die Nachkommen übertragen können.

Zehnte Vorlesung.

Vererbung von Veränderungen durch Gebrauch und Nichtgebrauch, von Instinktvariationen, von Lebenslagevariationen. Kontinuierliche und diskontinuierliche Varianten. Vererbung erworbener Eigenschaften und Mutation.

Es erhebt sich nun die Frage, ob diese Möglichkeit für alle denkbaren Neuerwerbungen des Körpers zutrifft und ob ein dauernder Übergang in die Erbmasse, ihre Vermehrung um neue Erbeinheiten auf diesem Wege bewiesen werden kann. Die Beantwortung der ersten Frage zunächst muß uns zur Betrachtung einer Auswahl aus all dem Material führen, das man als Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften vorgebracht hat. Es lassen sich wohl die wesentlichen Erwerbungen, die der Organismus im individuellen Leben machen kann, bei den nicht scharf von einander abzugrenzenden Gruppen der Veränderung durch Gebrauch und Nichtgebrauch, der Instinktvariationen, und der allgemeinen Beeinflussung durch die Lebenslage unterbringen. Dazu kämen noch die mehr unnatürlichen Experimentaleinwirkungen wie künstliche Krankheitserregung und Verstümmelung. Wir dürfen letztere beiden Punkte aber wohl bei Seite lassen, weil das Material, das sich mit ihnen befaßt, teils in der Fragestellung, teils in den Resultaten zu unklar ist, andererseits aber auch für die engeren Erblichkeits- und Artbildungsprobleme nicht allzu wesentlich erscheint.

Sicherlich ist die Gruppe der Neuerwerbungen durch Gebrauch und Nichtgebrauch, also das Gebiet, das dem engeren Lamarckismus zu Grunde liegt, diejenige, in der man für unser Problem die bedeutungsvollsten Resultate erwarten sollte, auch fordern müßte. Gerade hier haben aber bisher die experimentellen Studien, wenigstens wenn man einen einigermaßen kritischen Maßstab anlegt, noch ziemlich versagt. Indirekte Anhaltepunkte gibt es ja dafür in Fülle, auch Experimente, bei denen aber eine Voraussetzung immer im Gebiet des Phylogenetischen, also der Unsicherheit liegt. Sehr interessant sind ja zweifellos Tatsachen von der Art der folgenden. Schon Darwin wies darauf hin, und Semon hat es neuerdings wieder untersucht, daß bei menschlichen Embryonen

die Fußsohlenhaut schon viel dicker angelegt wird, als die des übrigen Körpers. Da die Verdickung und Verhornung dieser Stelle als eine Erwerbung durch die Benutzung beim aufrechten Gang betrachtet werden muß, wäre also eine durch Gebrauch erworbene Abänderung erblich geworden. Ein ganz ähnlich liegender Fall ist der der Carpalschwiele beim Warzenschwein Phacochoerus. Dieses sucht abweichend von allen seinen Verwandten seine Nahrung, indem es auf den Handgelenken liegend rutscht, mit den Hinterbeinen nachstemmt und so im Boden wühlt. Dementsprechend ist auch das Carpalgelenk mit einer hornigen Schwiele versehen, einer Stelle, an der auch die Haare fehlen. Leche fand nun, daß schon beim Embryo diese Stelle deutlich kenntlich ist und mit verdickter Haut, der die Haaranlagen fehlen, angelegt wird; und da man annehmen muß, daß die Schwiele durch den Reiz beim Rutschen einst entstand, so wäre eine einst erworbene Eigenschaft erblich geworden. Das gleiche kann man erschließen, wenn Kükenthal berichtet, daß die Zähne der Halicore schon vor der Geburt ihre Kauflächen anlegen; denn solche Kauflächen entstehen durch Abkauen von Höckerzähnen, und die Zähne der Halicore werden ebenfalls als Höckerzähne angelegt, bilden aber durch Resorption der Höcker schon embryonal jene Flächen aus. Und um auch eine entsprechende aber entgegengesetzt gerichtete Reaktion zu nennen, so ist bekannt, daß die Saatkrähe eine nackte, von Federn entblößte Schnabelbasis hat, und man kann sich vorstellen, daß dies durch das Abstoßen beim Wühlen in der Erde bewirkt wird. Junge Nestvögel haben nun zwar die betreffenden Federn, sie fallen aber auch ab, wenn der Vogel in der Gefangenschaft gar keine Gelegenheit zum Graben hat.

Und nun auch noch ein dem Pflanzenreich entnommenes Beispiel, das der gleichen Gruppe zugesellt werden muß. Viele Pflanzen, wie die Mimosen, Akazien, zeichnen sich durch die Fähigkeit aus, in 12 stündigem Rhytmus Schlafbewegungen auszuführen, z. B. durch Zusammenfalten ihrer Blätter. Man könnte annehmen, daß diese Bewegungen direkt durch den Lichtreiz ausgelöst werden. Semon zeigte aber, daß das nicht allein zutrifft. Werden junge Keimpflanzen von allem Anfang an in einem unnatürlichen Beleuchtungsrhytmus gehalten, etwa alle 6 Stunden von Hell zu Dunkel wechselnd, oder nur alle 24 Stunden, so

zeigen sie ihre Bewegungen zwar auch in dem neuen Rhytmus, daneben erscheint aber auch der altererbte 12stündige. Läßt man nun den künstlichen Rhythmus aufhören und hält die Pflanzen in andauernder Dunkelheit oder andauerndem Licht, so geht der 12stündige Rhytmus immer noch weiter, er ist also wirklich erblich fixiert. Man muß aber annehmen, daß er einmal, in früheren Zeiten, von den Pflanzen erworben wurde und mit der Zeit sich erblich fixierte. Der Weg, auf dem das denkbar wäre, wird durch die Nachwirkung von Reizen gezeigt; so können etwa bei Pflanzen durch intermittierende geotropische Reizungen auf dem Klinostaten abwechselnde Wachstumsperioden erzeugt werden, die auch nach Aufhören des Reizes noch eine Zeit lang anhalten.

Damit seien aber genügend Beispiele für diese Art der Argumentation gegeben. Daß sie unseren jetzigen kritischen Ansprüchen, die verlangen, daß sämtliche Faktoren eines Experiments bekannt sind, jedenfalls in der Gegenwart liegen, nicht in phylogenetisch zurückliegenden Perioden, nicht genügen können, liegt auf der Hand. Denn niemand wird es widerlegen können, daß all jene Eigenschaften, die vom Organismus einst erworben werden „mußten", nicht auch als plötzliche und zufällige Sprünge direkt vom Keimplasma aus entstanden sein können. Und da die Versuche, die angestellt wurden, um besonders auch die Vererbung von Veränderungen durch Nichtgebrauch, etwa bei Sehorganen, zu beweisen, in ihren Resultaten noch derart sind, daß sie einer kritischen Prüfung nicht stand halten können, so muß gerade dieses wichtige Kapitel, die Vererbung von Wirkungen des Gebrauchs und Nichtgebrauchs, als für die Lösung des Problems nicht entscheidend ausgeschaltet werden.

Viel besser dagegen sieht es aus, wenn wir die Instinktvariationen ins Auge fassen, die neu erworben und dann vererbt wurden. Gerade auf diesem Gebiete besitzen wir aus neuerer Zeit eine Anzahl experimenteller Studien, die höchst bemerkenswert sind, wenn auch ihre Beweiskraft nicht voll genügend erscheint. Da müssen zunächst die Versuche von Schröder an Insekten erwähnt werden. Der kleine Weidenblattkäfer Phratora vitellinae L. lebt auf glattblättrigen Weiden und der Schwarzpappel, deren Blattunterseite von den Larven

skelettiert wird. Solche Larven wurden nun auf einen Strauch einer Weidenart mit filzhaarigen Blättern, der rings nur von andersartigen Gewächsen umgeben war, gesetzt. Sie schoben dann die Filzhaare mit dem Kopf vor sich her und benagten in gewohnter Weise das Blattgewebe, manchmal auch, indem sie minenartige Gänge an der Blattunterlage gruben. Als dann die Käfer ausschlüpften, wurde dicht an die filzhaarige eine glattblättrige Pflanze gerückt. Es wurden dann an erstere Pflanze 127, an letztere 219 Eigelege angeheftet. Letztere wurden dann wieder auf die filzblättrige Pflanze übertragen, wo sich die nächste Generation entwickelte, bei der das Experiment wiederholt wurde; sein Ergebnis war 104 Gelege auf den filzhaarigen, 83 auf den glatten Blättern. Im kommenden Jahr war dann das Verhältnis 48 : 11 zu Gunsten der filzhaarigen Pflanze. In der nächsten Generation wurden nur 15 Gelege, aber ausschließlich an der filzhaarigen Pflanze abgelegt. Wenn man aus diesem Versuch auch noch nicht einen Beweis dafür ablesen kann, daß eine künstliche Instinktveränderung erblich geworden war — es fehlt ja vor allem der Kontrollversuch, der zeigen müßte, daß normal gehaltene Tiere nicht auf die angerückte filzblättrige Pflanze übergehen — so deutet er doch in die Richtung, in der solche Versuche sich bewegen müssen. Und das gleiche gilt für den folgenden Versuch des gleichen Autors. Es fiel ihm vor seinem Hause an einer Dotterweide die große Zahl der zu einer kegelförmigen Tasche umgewandelten Blattenden auf, die von der Raupe der Motte Gracilaria stigmatella F. herrührten. Sie werden so hergestellt, daß die Raupe eine Anzahl Fäden quer zur Richtung der Mittelrippe an der Blattunterseite spinnt in 3—4 cm Entfernung von der Blattspitze. Dann werden quer dazu Fäden gezogen, die immer mehr angespannt werden, sodaß sich die Blattspitze immer mehr gegen die Blattunterseite schlägt. Dann wird diese durch weitere Fäden eingerollt und die Öffnungen an beiden Enden verschlossen. Durch Abschneiden sämtlicher Blattspitzen wurde den Raupen nun die Möglichkeit genommen, ihre typischen Wohnungen zu bauen. Es wurden dann von 91 Wohnungen 84 in Form ein- oder doppelseitiger Rollungen des Blattrandes gebaut. Die nächste Generation befand sich in der gleichen Situation und bildete auf gleiche Weise 43 Wohnungen. Die folgende kam nun wieder auf normale Blätter und

da waren von 19 Wohnungen wieder 15 vom ursprünglichen Typus, 4 aber waren durch Blattrandrollung hergestellt. Auch diesen an sich interessanten Versuch kann man nur als einen Fingerzeig, nicht als einen Beweis für vererbte Instinktveränderung betrachten, da ja auch normalerweise Individuen vorkommen, die in anderer Weise bauen, die Zahlen der Schlußgeneration zu niedrig sind und weitere Generationen nicht vorliegen.

Auf wesentlich breiterer Basis sind dagegen Versuche an Amphibien ausgeführt, deren Betrachtung wir uns jetzt zuwenden. Sie schließen alle mehr oder minder eng an Experimente an, die Marie von Chauvin in den 70er und 80er Jahren des letzten Jahrhunderts ausführte. Speziell in Bezug auf Instinktvariation ist der folgende Versuch viel besprochen worden. Bekanntlich stellt der mexikanische Axolotl eine neotenische Larve des Molchs Amblystoma tigrinum dar, d. h. also ein Tier, das im Larvenzustand geschlechtsreif werden kann, indem es dauernd im Wasser bleibt, die Kiemenatmung und andere Anpassungen an das Wasserleben beibehält, die Metamorphose, die es typischerweise beim Übergang zum Landleben und zur Lungenatmung durchmacht, ganz aufgibt. Durch geeignete Zwangsmittel können nun solche Larven in verschiedenen Entwicklungsstadien noch zur Metamorphose gezwungen werden. Es wurden nun in einem der Versuche solche künstlich metamorphosierte Amblystomen zur Geschlechtsreife herangezogen und ihre Nachkommen unter solchen Bedingungen gehalten, daß normale Axolotl dabei niemals zur Metamorphose schreiten würden. Nach einem Jahr trat nun bei diesen Tieren eine Reduktion der Kiemen, also der Beginn der Metamorphose, ein und als 20 Tieren die Möglichkeit ans Land zu gehen gegeben war, metamorphosierten sie sofort, ein Tier sogar in der kurzen Zeit von 10 Tagen, was sonst nie beobachtet worden war. Es scheint also die Neigung zur Metamorphose nach künstlicher Induktion erblich geworden zu sein. Daraus allerdings einen Beweis für die Vererbung einer Instinktvariation abzuleiten, geht wohl zu weit. Denn abgesehen davon, daß nur eine Generation vorliegt, ist ja das Metamorphosieren der ursprüngliche Instinkt, der nicht verloren gegangen ist, sondern nur durch die abnorme Lebenslage gehemmt wird, sodaß sein Wiedererwecken nicht gut als Instinktveränderung bezeichnet

werden kann. Viel eher könnte man aus der von Kammerer erwähnten Tatsache, daß die nun schon so lange aus stets neotenischen Formen gezüchteten Axolotl des Handels kaum mehr mit Gewalt zur Metamorphose zu bringen seien, einen derartigen Schluß ziehen. Ob diese Tatsache aber richtig ist, kann angesichts der Schwierigkeiten, die der Versuch überhaupt bietet und die Frl. von Chauvin nur durch große Erfahrung, Ausdauer und individuell verteilte Sorgfalt überwand, zunächst nicht ohne weiteres angenommen werden. Und schließlich bleibt, solange nicht erwiesen ist, daß jener Versuch immer oder doch oft gelingt, der schwerwiegende Einwand bestehen, daß unter dem vorher nicht analysierten Material sich eine Rasse (Linie) fand, die sich durch größere Neigung zur Metamorphose auszeichnete.

Ganz ähnliche, wenn auch im Wesen entgegengesetzte Versuche werden nun von Kammerer für die Geburtshelferkröte Alytes obstetricans berichtet. Dort kommen in der Natur neotenische Larven nicht vor. Im Experiment konnte nun durch Einwirkung von Dunkelheit, Kälte, Luftreichtum oder vorzeitiges Herausschneiden der Larve aus den Eiern ein starkes Hinausschieben der Metamorphose erzielt werden, in einem Fall sogar durch kombinierte Einwirkung dieser Bedingungen ein Tier gezüchtet werden, das in larvalem Zustand schließlich geschlechtsreif wurde. Durch künstliche Befruchtung seiner Eier mit dem Samen eines normalen Männchens wurde eine Nachkommenschaft erzielt, die zur Zeit der Veröffentlichung des Versuchs schon $1^1/_2$ Jahr alt war ohne zu metamorphosieren. Auch dieser Versuch wird bis jetzt allerdings nicht allen Anforderungen gerecht, da es nicht erwiesen ist, daß das eine ganz neotenische Individuum als Folge des Experiments auftrat und nicht einen Sport darstellt. Kommen doch solche auch sonst in ganz normalen Kulturen vor; so konnte R. Hertwig vier derartige riesengroße Larven aus einer gewöhnlichen Froschkultur erhalten.

Und ein entsprechendes Beispiel auf botanischem Gebiet ist kürzlich durch Wettstein bekannt geworden. Er fand in der Natur zweifellos durch Mutation entstandene Exemplare von Ranunculus alpestris, die anstatt zu perennieren einjährig waren, was sonst hier wie bei anderen Alpenpflanzen nicht vorkommt und diese Neotenie erwies sich als voll erblich.

Auf wesentlich sichererem Boden stehen dagegen Versuche, die Kammerer an dem gleichen Objekt ausführte und die sich auf die Veränderung eines normalen Fortpflanzungsinstinktes beziehen. Unsere heimischen Amphibien legen ja bekanntlich ihre Eier ins Wasser ab, wo sie sich zu kiementragenden Larven entwickeln. Die Geburtshelferkröte macht nun von dieser Regel eine Ausnahme, indem sie sich am Land begattet und auch dort ihre Eier abgibt, die sich dann das Männchen, das sie dem Weibchen aus der Kloake ziehen hilft — die Geburtshilfe — um die Hinterschenkel wickelt, wo sie durch ihre eintrocknende Gallerte kleben bleiben. Das Männchen schleppt sie dann mit sich herum, bis die Larven reif zum Ausschlüpfen sind, was im Wasser geschieht, in das sich das Männchen um diese Zeit begibt. Die frischgeschlüpften Larven haben dann schon keine äußeren Kiemen mehr, wie sie die jungen Larven anderer Amphibien besitzen. Es wurden nun Geburtshelferkröten in erhöhter Temperatur gehalten und dadurch veranlaßt sich mehr im Wasser aufzuhalten, wo sie sich begatteten und Eier ablegten. Dort quillt aber deren Gallerte auf, sodaß das Männchen nicht im stande ist, sie sich anzuheften und die gewohnte Brutpflege zu üben. Im Laufe einiger Brutperioden sind die Tiere an diese Fortpflanzungsart gewöhnt und die Eier entwickeln sich im Wasser in einer Weise, die sich mehr der der übrigen Amphibien nähert, vor allem werden kleinere Eier abgelegt, die schwarz statt gelb sind. Die Tiere aus diesen Wassereiern nun zeigten auch in normalen Bedingungen nicht den Instinkt zur Brutpflege, sondern legten von selbst ihre Eier ins Wasser ab, und das gleiche geschah in 2 weiteren Generationen. Ja, in der dritten, also Urenkelgeneration, waren die neuen Fortpflanzungsinstinkte so stark, daß die Männchen sogar von selbst im Wasser die Begattung ausübten. Merkwürdigerweise entwickelten sich bei ihnen dann die bei anderen Lurchen zum Festhalten des Weibchens dienenden Daumenschwielen, die ihnen sonst fehlen. Die künstlich den Tieren aufgezwungene Instinktsabänderung hatte sich also als erblich erwiesen. Daß in diesem Fall das neue Merkmal auch wirklich in den Bestand der Erbmasse eingegangen ist, geht daraus hervor, daß bei Kreuzung von Tieren ohne Brutpflegeinstinkt mit solchen, die ihn besitzen, die Eigenschaft sich nach den Mendelschen Gesetzen vererben soll. Was das bedeutet, wird uns

später klar werden. Jedenfalls erscheinen die Ergebnisse dieses Versuchs in höchstem Maße für eine Vererbung einer erworbenen Instinktvariation beweisend; wir werden aber bald nochmals auf ihre Interpretation zurückkommen müssen.

Wir haben oben als dritte Gruppe, die für die Vererbung von Neuerwerbungen des Organismus in Betracht kommt, die Beeinflussung der Organisation bezeichnet, die durch eine Veränderung der Lebenslage hervorgerufen wird. In letzter Linie gehören allerdings ja auch die vorher besprochenen Gebiete der Veränderung durch Gebrauch und Nichtgebrauch, wie der Instinktabänderung hierher. Im Fall der Geburtshelferkröte z. B. war der neue Instinkt ja eine Folge der veränderten Lebensbedingungen, daher mit ihm auch eine ganze Reihe von Lebenslagevariationen verbunden waren. Sie führen uns am einfachsten zu einer Besprechung dieses Punktes über. Die Lebenslage, in der die Alyteslarven aufgezogen werden, übt auf ihre Gesamtorganisation einen sehr stark umgestaltenden Einfluß aus, wie uns das schon früher auch für die Axolotl bekannt wurde. So legen die Kröten, die künstlich veranlaßt wurden, ins Wasser zu legen, mehr Eier, die kleiner sind und dunkler gefärbt. Während ferner im normalen Zustand Larven ausschlüpfen, die bereits innere Kiemen haben, schlüpfen jetzt Larven auf frühem Zustand mit einem äußeren Kiemenbüschel aus, wie es auch bei anderen Amphibien der Fall ist. Die nach der Metamorphose erwachsenen Tiere besitzen aber eine viel bedeutendere Körpergröße. War nun in den folgenden Generationen der Instinkt, ins Wasser zu legen, wie eben berichtet, erblich geworden, so wurden noch kleinere und noch dunklere Eier abgelegt. Aber auch die Lebenslagevariationen hatten sich so gesteigert, daß an Stelle der normalerweise nur vorhandenen einen Kieme sich an allen drei Kiemenbogen Kiemenbüschel zeigten. Die künstlich hervorgerufene Lebenslagevariation war also in mehreren Generationen gesteigert worden, also vielleicht auch in ihrer Grundlage erblich fixiert. Natürlich ist es in einem solchen Fall sehr schwer zu sagen, was erblich ist, da bei Aufhören der betreffenden Lebenslage, also in diesem Fall Entwicklung auf dem Land, dieser Faktor wieder die ihm zugeordnete Lebenslagevariation hervorruft, also entgegengesetzt wirkt. Um bei der gefundenen Steigerung jener Erscheinungen

den Anteil der Erblichkeit festzustellen, muß daher die Beziehung von Reiznachwirkung und Erblichkeit geklärt sein; wir werden davon aber erst später zu sprechen haben.

Zunächst wollen wir noch einige Beispiele kennen lernen, die die Erblichkeit von Lebenslagevariationen betreffen. Auch hier haben in der Diskussion, besonders der Neolamarckisten, eine ganze Anzahl von Fällen eine Rolle gespielt, die jenen oben erwähnten zur Seite zu stellen sind, bei denen der Erwerb der Eigenschaft, in diesem Fall der Lebenslagevariation, nur als phylogenetische Tatsache gelten kann. Um nur ein Beispiel zu nennen, so sei auf die bekannten Angaben von Cieslar über das Wachstum von alpinen Fichten und Lärchen hingewiesen. In den Alpen wachsen diese Bäume langsam und bilden dementsprechend dünne Jahresringe. Wurden ihre Samen in der Ebene ausgesät, so behielten sie trotzdem die gleiche Eigentümlichkeit, sie ist also erblich, obwohl sie einmal in den Alpen als Lebenslagevariation erworben sein muß. Allerdings besagen die Versuche von Nägeli an alpinen Hieraciumarten gerade das Gegenteil, indem sie in der Ebene sofort die Charaktere der nichtalpinen Formen annahmen, wie wir es früher schon ebenso für die Standortsvarianten von Towers Coloradokäfern gehört haben. Es dürfte allerdings gerade in dieser Richtung ein Gebiet für aussichtsreiche Versuche, besonders im Pflanzenreich liegen. Denn dafür, daß doch vielleicht erbliche Veränderungen so in gar nicht zu langen Zeiträumen erzielt werden können, spricht mancherlei. So berichtet Bordage, daß auf der Insel Réunion die seit etwa 150 Jahren eingeführten Pfirsichbäume ihre Blätter nicht mehr richtig abwerfen und daß sie dieses „Anpassungsmerkmal" auch beibehalten, wenn sie in kälteren Regionen angepflanzt werden. Es ist zu hoffen, daß die Versuche, die jetzt in Amerika in größtem Maßstabe in besonderen Gebirgs-, Wüsten-, Meerlaboratorien über solche Fragen angestellt werden (Mc. Dougal) die erhoffte Klärung bringen werden.

Für die exakte experimentelle Beantwortung der Frage der Erblichkeit von künstlich erzeugten Lebenslagevariationen kommen natürlich alle jene Veränderungen ebenso in Betracht, die im Rahmen der normalen Variationskurve liegen, wie solche, die weit von ihr abliegen. Denn wir haben früher bereits gehört, daß die ersteren gewöhnlich nicht

erblich sind, aber auch die letzteren, die extremen oder diskontinuierlichen Variationen nicht erblich zu sein brauchen, wie die Langschen Helixbefunde zeigten und wie es auf botanischem Gebiet besonders von Klebs gezeigt wurde. Nach den Erfahrungen der Mutationslehre ist es allerdings nicht unwahrscheinlich, daß Variationen eine größere Aussicht haben, erblich zu werden, wenn sie weit von der normalen Variation abliegen, und so erscheinen solche Versuche am ehesten aussichtsvoll, die künstlich Lebenslagevariationen erzeugen, die normalerweise nicht verwirklicht sind. Man muß sich aber dabei, wie Klebs mit Recht hervorhebt, davor hüten, derartige Charaktere ohne Weiteres als neue zu bezeichnen, d. h. als durch die Anwesenheit besonderer Erbeinheiten bedingte. Das braucht durchaus nicht der Fall zu sein, sie sind oder können vielmehr Glieder der Variationsreihe sein, die in Potenz vorhanden sind und nur deshalb gewöhnlich nicht auftreten, weil der adäquate Reiz fehlt. Jene früher erwähnten Charaktere des Landtieres, die Frl. von Chauvin ihren Axolotln aufzwang, und die sie rückläufig wieder in die Charaktere des Wassertieres verwandelte, illustrieren gut diese Potenz für ungewohnte, diskontinuierliche Variationen, die in der Erbmasse eben auch als Anlage vorhanden sind und nur durch Lebenslagewirkung realisiert werden können, wenn die Form über die Anlagen verfügt. Oder anders ausgedrückt: Unter den Erbeinheiten einer Form sind auch solche, die es bedingen, daß eine bestimmte extreme Variation, etwa die Göbelschen Wasserblätter bei Landpflanzen, auf adäquaten Reiz hin auftreten kann. Es ist nun die Frage, ob es entweder durch einen besonders starken Reiz oder etwa ihre Summation gelingt, eine solche Variante hervorzurufen, die erblich wird, d. h. die nun nicht mehr in der Variationspotenz in der Erbmasse repräsentiert ist, sondern durch eine eigene Anlage, ein Gen. Daß die meisten Versuche, die eine Erblichkeit von Lebenslagevariationen beweisen wollen, sich daher derartiger extremer, diskontinuierlicher Variationen bedienen, ist begreiflich. Wir haben aber früher gesehen, daß man diskontinuierliche Variationen, sobald sie erblich sind, als Mutationen bezeichnet, und so bemerken wir jetzt, daß die Frage nach der Vererbung von Lebenslagevariationen zum Teil identisch ist mit der Frage der Erzeugung der Mutationen oder richtiger der Überführung nicht erblicher diskonti-

nuierlicher Variationen, Modifikationen oder Fluktuationen in erbliche Mutationen. Aber auch die gewöhnlichen, kontinuierlichen Lebenslagevariationen dürfen nicht außer Acht gelassen werden; wissen wir doch aus den oben berichteten Versuchen Towers, daß sie, obwohl für gewöhnlich nicht erblich, doch auch erblich werden können. So ist denn der eine schon besprochene Versuch Towers ein direkter Beweis für die Vererbung einer individuell erworbenen kontinuierlichen Lebenslagevariation, jener Versuch, in dem es ihm gelang, bei künstlicher Erzeugung von Lebenslagevariation durch Temperatureinwirkung die Zahl erblicher Varianten von 2 auf 62% in die Höhe zu setzen. Und die Erblichkeit war dort eine einwandfreie, da sie ja in einem Dutzend von Generationen blieb. An diese Versuche sind direkt anzuschließen die Versuche, die Kammerer über Farbvariationen beim Salamander ausführte und die auch von in der Natur vorkommenden nicht erblichen, kontinuierlichen Variationen oder Modifikationen ausgehen, sie aber dann künstlich über das natürliche Maß hinaus steigern, um sie dabei erblich werden zu lassen. Bei den schwarz und gelb gefleckten Feuersalamandern variiert an verschiedenen Standorten das Maß der gelben Flecken von einem Zustand mit vorherrschendem schwarz zu einem solchen mit vorherrschendem gelb. Durch jahrelanges Halten auf gelbem Grund wurde nun einerseits erzielt, daß sich sehr weitgehend gelbe Salamander entwickelten (Fig. 78*a—d*), andererseits durch Halten auf schwarzem Grund fast schwarze Formen (Fig. 79). Die Nachkommen der gelben Tiere wurden nun zur Hälfte auf gelbem (Fig. 78*h—k*), zur Hälfte auf schwarzem Grund gehalten (Fig. 78*e—g*). Die letzteren wiesen dann immer noch recht viel gelb auf und zwar waren die Flecken, wie die Abbildung zeigt, in zwei regelmäßigen Reihen dem Rücken entlang angeordnet. Die Nachkommentiere auf gelbem Grund zeigten aber das Gelb so verstärkt, daß es auch hier wieder in symmetrischer Anordnung fast das ganze Tier bedeckte. Es hatte sich also sichtlich das reiche Gelb der Eltern vererbt und war in letzterem Fall durch die neue Einwirkung noch verstärkt worden. Die Richtigkeit des Schlusses, daß es sich wirklich um Vererbung handelt, obwohl bis jetzt nur diese eine Generation vorliegt, wird nun durch folgenden Versuch bestätigt, der sich direkt an die oben besprochenen

Hühnerexperimente Guthries anschließt. Es wurden solchen künstlich gelb gemachten, kurz ausgedrückt, gestreiften Salamandern die Ovarien herausgenommen und dafür solche eines gewöhnlichen also

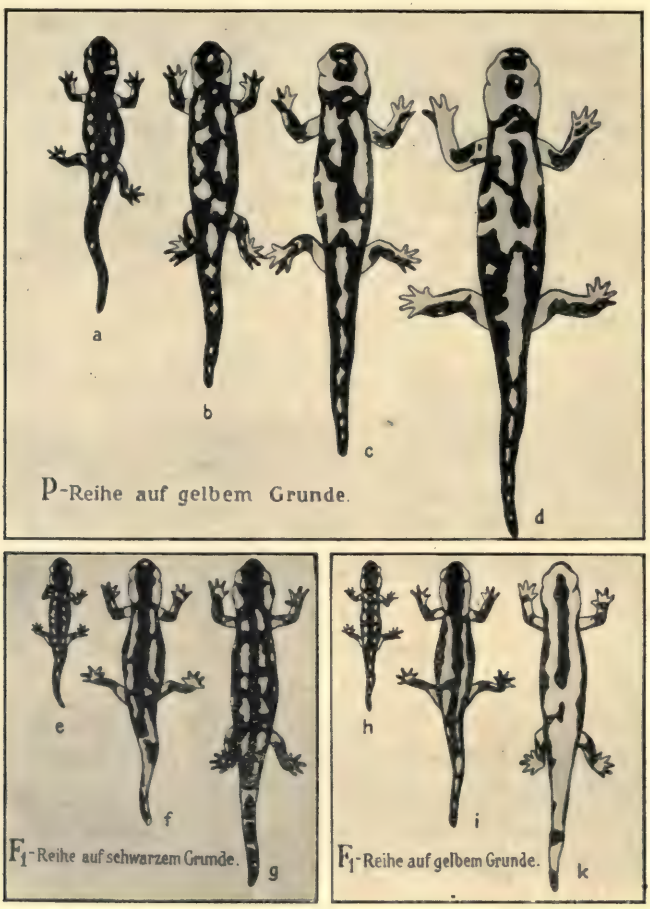


Fig. 78.
Oben experimentell gelb gemachte Feuersalamander. Unten deren Nachkommen bei Zucht auf schwarzem und auf gelbem Grunde. Nach Kammerer.

gefleckten Salamanders transplantiert. Das gleiche geschah in umgekehrter Anordnung, ferner wurden bei einem Teil der Versuche aus der Natur stammende gestreifte Tiere zur Transplantation benutzt.

Die Tiere wurden entweder von Männchen gleichen oder entgegengesetzten Charakters begattet, ferner entweder auf neutralem oder ihrem Charakter entgegengesetzt wirkendem Grund gehalten. Von diesen Versuchen fielen einige bereits positiv aus und zwar ergaben sich zwei Möglichkeiten, wie folgende beiden Versuche lehren: 1) „Weibchen mit geschlossenen Streifen, in der Natur gefangen (die Streifung ist

Fig. 79.
Experimentell schwarz gemachte Feuersalamander in verschiedenem Alter. Nach Kammerer.

erfahrungsgemäß erblich) trägt das Ovar eines unregelmäßig gefleckten Weibchens, befruchtet von geschlossen gestreiftem, aus der Natur stammendem Männchen: 23 Nachkommen durchwegs unregelmäßig gefleckt. 2) Weibchen mit geschlossenen Streifen, Produkt künstlicher Zucht, trägt das Ovar von unregelmäßig gefleckten Weibchen, befruchtet mit künstlich herangezüchtetem, gestreiften Männchen, Nachkommen: Alle 26 mit geschlossenen, streng regelmäßigen Streifen.“ Kammerer

zieht unter Berücksichtigung seiner Kontrollversuche somit den Schluß, daß die fest erbliche Eigenschaft Streifigkeit, wie sie in der Natur vorkommt, nicht in fremde Ovarien übergeht; die noch labile, künstlich erzeugte Eigenschaft hingegen tut es. Sollte sich das in der Tat bestätigen und dabei andere Deutungen der Versuche ausschließen lassen, und Kammerer hält selbst die Bestätigung für wünschenswert, dann hätten wir hier den denkbar zuverlässigsten Fall somatischer Induktion vor uns.

Die große Entfernung vom Mittel der Art, die hier die experimentell erzeugten Lebenslagevarianten aufwiesen, bietet nun einen Übergang von den gewöhnlichen kontinuierlichen Variationen zu den in der Variationskurve nicht verwirklichten nur unter der Wirkung besonderer Reize auftretenden diskontinuierlichen Variationen, in deren Natur es an und für sich noch nicht liegt, erblich zu sein, wie etwa das Beispiel der linksgewundenen Helix zeigte, wenn auch, wie schon mehrfach erwähnt wurde, es wohl wahrscheinlich ist, daß sie leichter dazu neigen mögen, erblich zu werden. Aus den Versuchen, die mit derartigen unnormalen Lebenslagevarianten ausgeführt wurden, hat sich denn auch schon manches bemerkenswerte Resultat ergeben.

Um zunächst wieder einmal einen Fall aus dem Gebiet der Botanik zu erwähnen, so sei an jene interessanten Untersuchungen von Klebs erinnert, die sich mit der Erzeugung ungewöhnlicher Variation befaßten und die wir bei Betrachtung der Variabilität schon genau kennen lernten. Es hatte sich dabei ergeben, daß durch besondere Einwirkung äußerer Bedingungen Varianten erzielt werden konnten, die sonst nicht verwirklicht sind, und so muß sich daran weiterhin die Frage anschließen, ob derartige künstliche diskontinuierliche Varianten, also neu erworbene Eigenschaften, erblich sind. Bei den jetzt zu besprechenden Studien an Sempervivumarten wurde nun als extremer Lebenslagefaktor zur Erzeugung ungewohnter Varianten ein anderer Reiz benutzt. Es wurden nämlich die normalen Blütenstände abgeschnitten, nachdem festgestellt war, daß sie in ihren Eigenschaften eine normale Variationsreihe zeigen, und dann die neu entstehenden (regenerierten) Blüten untersucht. Dabei zeigte es sich, daß diese jetzt eine Unmenge von sonst nicht vorkommenden Varianten zeigten, wie Verschiebungen

in der Zahl der Blütenorgane oder Blumenblattform der Staubfäden (Petalodie). Alles in allem traten bei 85,8% der Blüten derartige Anomalien auf, während normaler Weise sich nur 22% abweichender Blüten finden, deren Abweichungen außerdem viel geringer sind. Aus jenen veränderten Blüten wurden nun Nachkommen gezogen und diese jahrelang, bis sie zum Blühen kamen, in den normalen Bedingungen gehalten, die für diese Pflanzenart typisch und günstig sind. Von den 3 veränderten Mutterpflanzen, deren Samen benutzt wurden, ergaben nun 2 wieder normale Nachkommen, wenn sich auch einige Variationen bei ihnen schon zeigten, die sonst nicht angetroffen werden. Von den Nachkommen der 3. Pflanze aber waren 7 zwar typisch gebaut, wenn sie auch wieder wesentlich mehr Anomalien, d. h. extreme Varianten aufwiesen, als es sonst der Fall ist. Die übrigen vier Exemplare erwiesen sich aber als stark verändert und zwar in der gleichen Art wie die Mutterpflanze, also Erhöhung der Variationsbreite, Verschiebung des Mittelwertes (für die Zahl der Blütenorgane) nach der Minusseite, reiches Auftreten von petaloiden Staubblättern, kurz dem Vorhandensein aller der der Mutterpflanze induzierten Anomalien, die hier bei den Tochterpflanzen in 64—100% der Blüten sich fanden. Es spricht also alles dafür, daß bei jenen 4 Pflanzen die Abänderung des Blütenbaues erblich geworden war. Wenn wir früher schon gegebene Begriffsbestimmungen auf diese Versuche anwenden, so ist das Resultat dies, daß die Pflanze als Erbanlage auch die Potenz besitzt, auf bestimmte Reize, etwa den Wundreiz hin mit der Erzeugung anormaler Vegetationsorgane, diskontinuierlicher Varianten zu reagieren, etwa so wie Schmetterlinge bei extremen Temperaturen stets mit Melanismus reagieren. Erhalten diese sich aber in der Nachkommenschaft, so besagt das, daß in der Erbmasse eine derartige Veränderung vorgegangen ist, daß das, was vorher nur eine ungewöhnliche Reaktionspotenz war, jetzt im Gefolge somatischer Veränderungen, die die Reaktion hervorriefen, zum Typus wurde. Mit der Bezeichnung „vegetative Mutation" für die ursprünglichen Veränderungen der Blüten würde nichts weiter gewonnen sein. Allerdings liegt auch hier erst eine Generation vor; es fehlt auch nicht an anderen Einwänden gegen die Tragweite der Versuche, die sich vor allem auf das Ausgangsmaterial beziehen, welches

als Bastard gilt. Aber gerade dies erscheint hier deshalb besonders gut analysiert, weil es ja zuerst normal geblüht hatte und dann erst nach Entfernung jener Blüten die veränderten erzeugt hatte. Das Ergebnis der Versuche steht aber auch in Übereinstimmung mit anderen bald zu erwähnenden botanischen Experimenten, nicht minder auch mit Tierversuchen, von denen wir jetzt die wichtigsten schildern wollen.

Am meisten bekannt geworden sind die Versuche, die Kammerer an unseren heimischen Salamanderarten ausführte, die sich auf Variationen der gesamten Fortpflanzungsart beziehen. Es kommen bei uns bekanntlich zwei Salamanderarten vor, der gelbgefleckte Feuersalamander, Salamandra maculosa, und der schwarze Alpensalamander, Salamandra atra. Ersterer bewohnt das Tiefland, vor allem das Mittelgebirge, bis etwa 1000 m Höhe, letzterer das Hochgebirge. Entsprechend dieser Verschiedenheit der Lebenslage ist die Art der Fortpflanzung auch eine verschiedene. Beim Feuersalamander entwickeln sich gleichzeitig 14—72 Larven im Uterus und werden dann mit gut entwickelten äußeren Kiemen und einem Ruderschwanz ausgestattet ins Wasser abgesetzt, wo sie dann nach einiger Zeit, indem sie ans Land gehen, zum Salamander metamorphosieren. Der Alpensalamander dagegen bringt typisch nur ein paar Junge zur Welt. Zwar gehen auch viele Eier in den Uterus über, sie zerfallen aber dort und bilden einen Nahrungsbrei für die einzige Larve, die in jedem Uterus zur Entwicklung gelangt. Sie macht nun ihre ganze Metamorphose schon im Mutterleib durch, bildet dementsprechend auch keine zur Wasseratmung tauglichen Kiemen aus, sondern merkwürdig gestaltete riesige Kiemen, die ein embryonales Ernährungsorgan darstellen. Die Jungen werden dann schließlich als schon voll entwickelte kleine Salamander geboren. Es ist klar, daß diese Differenzen durch die Lebenslage bedingt sein müssen, da ja dem Alpensalamander im kurzen Sommer für die Entwicklung seiner Brut nur zu kalte Gewässer zur Verfügung ständen. Diese Fortpflanzungserscheinungen sind nun bei jeder der beiden Arten in der Natur der Lebenslagevariation unterworfen. Feuersalamander, die in hohen, kalten Regionen leben, produzieren weniger Larven und setzen sie auf einer viel späteren Entwicklungsstufe als normalerweise ab. Alpensalamander aus den tiefen Regionen ihres Verbreitungsgebietes bilden mehr,

bis zu vier Larven, die auf einem früheren Entwicklungszustand geboren werden. Kammerer suchte nun durch Anwendung extremer äußerer Bedingungen diese Lebenslagevariation bis zu ihrem möglichen Maximum zu verschieben. Es gelang ihm in der Tat, durch Wasserentziehung und Kälte die Feuersalamander so weit zu bekommen, daß sie, zunächst gezwungen, nach einiger Zeit aber auch freiwillig, die Fortpflanzungsgewohnheiten der Alpensalamander annahmen. Sie bildeten schließlich

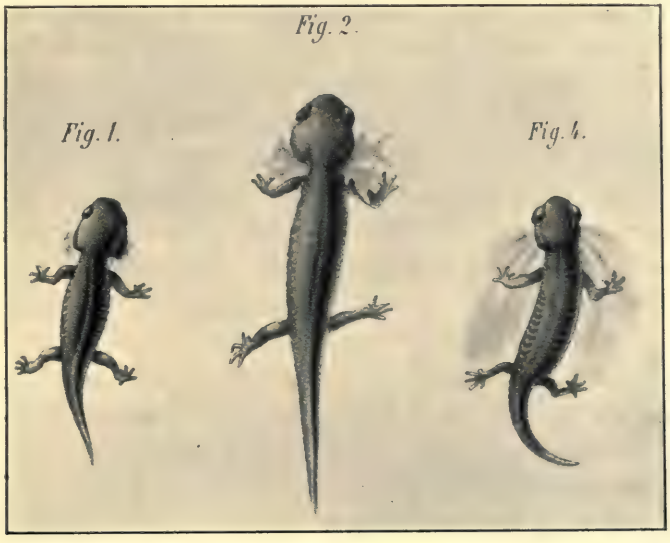


Fig. 80.
Larven von Salamandra atra. Fig. 4 normale Larve mit zarten Uteruskiemenbüscheln, Fig. 1 Reduktion der Kiemen, Fig. 2 ihre Umbildung bei experimentell erzwungener Anpassung an das Wasserleben. Nach M. von Chauvin.

nur zwei Larven aus, die übrigen Eier zerfielen zu einem Nahrungsbrei und die Larven wurden als Vollsalamander am Land geboren. Umgekehrt konnten auch die Alpensalamander die Fortpflanzungsgewohnheiten des Feuersalamanders annehmen. Schon Frl. von Chauvin hatte gezeigt, daß aus dem Uterus herausgeschnittene Larven dieser Form an das Wasserleben gewöhnt werden können und daß sie dort ihre embryonalen Kiemen zu Wasserkiemen umwandeln und einen Ruderschwanz bilden, wie nebenstehende Fig. 80 erkennen läßt, die in

Fig. 4 eine frisch dem Uterus entnommene Larve mit den schleierartig feinen Kiemen zeigt, in 1 und 2 eine kürzer resp. länger ans Wasserleben angepaßte Larve. Durch Einwirkung von Wärme und Darreichung von Wasser konnte Kammerer dann die Tiere daran gewöhnen, ihre Larven freiwillig auf frühem Entwicklungszustand ins Wasser zu setzen, wobei sich dann auch eine größere Zahl von Embryonen, bis zu 9, im Uterus entwickeln. Das Interesse richtet sich nun auf die Nachkommenschaft dieser künstlich erzeugten extremen Varianten. Es zeigte sich dabei bei der einzigen bis jetzt vorliegenden Generation insofern eine Vererbung, als die Alpensalamander freiwillig Wasserlarven gebaren, die Feuersalamander aber weiter vorgeschrittene Larven als normal, einer sogar auf dem Lande Vollmolche. Leider können diese Ergebnisse eine Vererbung der extremen Lebenslagevariation noch nicht völlig beweisen, vor allem weil die ja auf die Lebenslage so fein reagierenden Tiere in ungewohnten Bedingungen gehalten waren, die zuerst fast ihre Fortpflanzungsfähigkeit vernichtet hätten, später aber bei Herstellung natürlicher Bedingungen sie wesentlich früher als normal geschlechtsreif werden ließen.

Diesen wie den meisten bisher berichteten Versuchen haftet nun noch eine prinzipielle Schwäche an, die, daß das Material nur schwer variationsstatistisch betrachtet werden kann und daher auch positive Ergebnisse sich nicht leicht auf eine wirklich exakte Basis stellen lassen. Versuche aber mit quantitativ bestimmbaren Merkmalen sind im Tierreich noch wenig ausgeführt. Aus neuester Zeit stammen die Experimente von Przibram und Sumner an Ratten und Mäusen, von denen letztere erst mit genauen Zahlenangaben publiziert sind. Beide Autoren hielten ihre Versuchstiere in niedrigen und hohen Temperaturen und stellten dabei, in Einklang mit den Erfahrungen aus freier Natur, fest, daß in höheren Temperaturen (bei Sumners Mäusen 26°, bei Przibrams Ratten 30—35°) die Ohren, Schwänze, Füße eine größere Länge annahmen als in tiefen Temperaturen. Hand in Hand damit geht eine Verminderung der Behaarung und bei den Ratten ein exzessives Hervortreten der äußeren Genitalien. Bei den in normalen Bedingungen gehaltenen Nachkommen der Wärme- wie der Kältetiere waren diese Differenzen noch vorhanden, schwächten sich aber im Lauf des Heran-

wachsens ab. Trotzdem sie nicht sehr groß waren, so können sie doch kein Zufallsresultat sein, da Sumner berechnete, daß dagegen die Wahrscheinlichkeit von 1 : 20000 spricht. Allerdings trat, wie Przibram fand, das Wiederauftreten der induzierten Variation in der Nachkommenschaft nur ein, wenn die Befruchtung noch unter den veränderten Bedingungen stattgefunden hatte. Das Resultat ist also auch noch nicht klar und eindeutig.

Die verschiedenen Tatsachen, die wir jetzt kennen gelernt haben, und die bestimmt sind zu beweisen, daß eine Vererbung erworbener Eigenschaften möglich ist, haben uns nun zu einem Punkt gelangen lassen, an dem die schon mehrfach angedeutete Frage gestellt werden muß, wie sich der Vorgang der erblichen Übertragung im individuellen Leben erworbener Eigenschaften zu den Erscheinungen der Mutation verhält. Wenn wir die erwähnten Experimente ins Auge fassen, so zeigt sich, daß sie vielfach eben so gut als Material für die künstliche Erzeugung von Mutationen hätten vorgebracht werden können. So fanden sich bei den Untersuchungen von Klebs in den Nachkommen der künstlich veränderten Blüten auch solche, die ganz neue Charaktere aufwiesen. Und Blaringhem, der beim Mais wie bei Spinacia ganz ähnliche erbliche Veränderungen im Gefolge von Verwundungen erzielte (Versuche, deren Beweiskraft wegen der Verwendung nicht analysierter Populationen übrigens bestritten wird), bezeichnet sie auch direkt als künstlich erzeugte Mutationen. Lassen sich diese beiden Dinge nun überhaupt auseinander halten oder sind sie nicht vielmehr identisch, wie es Plate, Lotsy, Klebs, Semon sich vorstellen? Wir müssen zugeben, daß das bisher beigebrachte Material, das eine Vererbung erworbener Eigenschaften beweisen soll, noch durchaus nicht vollständig und einwandfrei ist, daß es aber die Möglichkeit einer solchen Vererbung bereits sehr wahrscheinlich macht. Wir haben weiter gesehen, daß es in letzter Linie Lebenslagevariationen kontinuierlicher Art oder auch solche diskontinuierlicher Art, die nur in Potenz für gewöhnlich existieren und erst auf sehr starke Reize hin realisiert werden, sind, die unter Umständen erblich werden können. Wir haben des Weiteren gesehen, daß viele sogenannte Mutationen ebenfalls nichts anderes sind als erbliche Lebenslagevariationen kontinuierlicher oder

diskontinuierlicher Art. Und da bleibt nur noch eine Möglichkeit einer prinzipiellen Differenz übrig. Wir wissen, daß vielfach die Mutationen in der Nachkommenschaft ganz unveränderter Eltern erscheinen. Damit Mutationen oder überhaupt erbliche Veränderungen auftreten können, müssen natürlich die betreffenden Veränderungen in den Keimzellen, aus denen sich die Mutanten entwickeln, vorhanden sein. Es wäre also möglich, daß eine erbliche Veränderung nur dann auftritt, wenn ein direkter Reiz auf die Keimzellen ausgeübt wird, der von dem, was im Soma vor sich geht, ganz unabhängig ist. Die Versuche, die eine Vererbung erworbener Eigenschaften beweisen sollen, wären, wenn sie positive Resultate ergeben, so zu deuten, daß eine Mutation durch direkte Einwirkung auf die Geschlechtszellen erzeugt wurde, ebenso wie in jenen Fällen, in denen die Mutanten als Nachkommen unveränderter Eltern erzeugt wurden; der Unterschied wäre nur der, daß parallel mit der Veränderung der Geschlechtszellen auch das Soma in gleichsinniger Weise verändert wurde, sodaß es den Anschein hat, als ob dies das primäre wäre. Man hat diese Interpretation mit Detto auch als Parallelinduktion bezeichnet, und Tower, Tschermak, Lang, Ziegler haben sie in der Tat für unsere Frage herangezogen. Durch eine solche Annahme wird natürlich die Schwierigkeit der Vorstellung, wie eine somatische Veränderung eine gleichsinnige Veränderung in den Geschlechtszellen bewirken soll, umgangen, dafür aber genau die gleiche Schwierigkeit wieder umgekehrt errichtet, die, sich vorzustellen, daß Veränderungen der Geschlechtszellen nur genau in der Richtung sich bemerkbar machen, in der das Soma durch den gleichen Reiz verändert wird, Schwierigkeiten, die für alle Fälle von Instinktvariationen und Gebrauch und Nichtgebrauch unüberwindlich sind.

Man hat allerdings versucht, eine solche Anschauung auch auf Tatsachen zu stützen, nämlich auf die schon früher besprochenen Experimente von Fischer und Tower. Wir hatten gesehen, daß es vor allem Tower gelungen war, durch Einwirkung veränderter äußerer Bedingungen beim Coloradokäfer Mutationen oder extreme Variationen zu erzeugen. Das interessante Resultat, das er bei diesen Experimenten erzielte, war nun das, daß die Mutationen nur auftraten, wenn die Einwirkung zu einer bestimmten Zeit stattfand. Wenn die Coloradokäfer

aus der Erde kommen, beginnen ihre Geschlechtszellen heranzuwachsen und wenn die Eier abgesetzt werden, reift ein neuer Satz wieder heran. Diese Periode des Heranreifens erwies sich nun als die einzige, in der Mutationen erzeugt werden können, die sensible Periode; es ist ja auch für die Temperaturaberrationen der Schmetterlinge schon von lange her bekannt, daß sie am besten in einer bestimmten Zeit des Puppenlebens hervorgerufen werden, und in Fischers Erblichkeitsexperimenten waren sie ja auch in dieser sensiblen Periode erzeugt. Wurden also Käfer während der Reifung des ersten Eisatzes den Bedingungen des Experiments ausgesetzt, so bestand ihre Nachkommenschaft vorwiegend aus Mutanten, wurde dann der zweite Satz normal gebildet, so gab er auch normale Nachkommenschaft. In beiden Fällen hatte das Tier selbst aber keine sichtbare Veränderung erlitten. Nun haben wir aber früher gesehen, daß durch Lebenslageveränderungen, die auf das heranwachsende Tier selbst wirken, an diesem Variationen erzeugt werden, die aber, wie auch die natürlichen Lebenslagevariationen, nicht erblich sind. (Tower vergleicht sie mit einem Regenmantel, den man bei schlechtem Wetter anzieht, der aber doch keine Veränderungen an seinem Träger hervorbringt.) Und daraus wird dann der Schluß gezogen, daß es in diesem Versuch gelungen ist, die Einwirkung auf Soma und Geschlechtszellen zu trennen, indem in ersterem Fall zwar die Geschlechtszellen aber nicht das Soma direkt beeinflußt wurden, in letzterem Fall aber nicht. Semon hat an dieser Schlußfolgerung berechtigte Kritik geübt; denn wenn in dem ersteren Fall das Soma keine sichtbaren Veränderungen erlitt, so geschah das, weil schon ausgefärbte Tiere vorlagen, die sich gar nicht mehr ändern können. Deshalb kann die Veränderung trotzdem vorgegangen sein, die dann auf die Geschlechtszellen übertragen wird. Der Versuch läßt sich aber auch aus anderen Gründen nicht in dieser Richtung deuten. Denn die somatischen Lebenslageveränderungen, die im zweiten Fall zustande kamen, aber nicht vererbt wurden, sind gar nicht die gleichen, wie die Mutationen, da letztere ja jenseits der normalen Variabilität lagen. Als Vergleichsmaterial können jene Variationen also gar nicht in Betracht kommen. Nun hat aber Tower selbst festgestellt, daß, wenn die Lebenslagevariationen experimentell erzeugt wurden, sie, die normal nur mit 2% erblich waren, auf 62% Erblichkeit

anstiegen. Also waren doch die somatisch erworbenen Eigenschaften vererbt worden. Für jene Mutationen ist aber doch die Sachlage die: Es waren diskontinuierliche, extreme Varianten, die erst bei der Nachkommenschaft in Erscheinung traten. Das Mutterindividuum vermochte aus physiologischen Gründen nicht unter der Wirkung des Reizes ebenso abzuändern. In anderen Fällen aber ist diese Fähigkeit vorhanden, die Fälle, in denen direkt ein Individuum durch Reiz veranlaßt werden kann, eine diskontinuierliche Variante zu bilden. Das ist bei den Objekten von Klebs und Blaringhem ebensowohl der Fall wie bei den Frostaberrationen der Schmetterlinge, wo aus der behandelten Puppe der abgeänderte Schmetterling schlüpft. Im Individuum selbst wird also in diesem Fall die schlummernde Potenz, extreme Varianten zu bilden, ausgelöst und auf die Nachkommen übertragen. Es ist das aber im Prinzip das Gleiche, wie wenn der Gärtner nach De Vries die Mutterpflanze gut düngen muß, um kräftige Nachkommenschaft zu erhalten. Auch da werden doch nicht die Geschlechtszellen direkt gedüngt. Eines aber geht aus jenem Versuch Towers hervor, daß die Geschlechtszellen ein sensible Periode haben und des weiteren, daß sie sichtlich somatische Veränderungen, sichtbare wie bei den Schmetterlingen und Sempervivum oder unsichtbare wie bei Leptinotarsa, nur in dieser Periode annehmen. Es geht aber des weiteren daraus hervor, daß sie vielleicht nur solche Veränderungen annehmen, die gleichzeitig erst im Körper unter der Reizwirkung entstehen, nicht solche die bereits fertig sind. Daß dem so ist, beweisen, falls sie sich bestätigen sollten, die früher erwähnten neuen Versuche Kammerers, wonach unter den Einwirkungen des Experiments gelb gewordene Feuersalamander den Charakter durch transplantierte Ovarien normaler Herkunft vererben, aus der Natur stammende gelbe Varianten es aber nicht können. In allen diesen Fällen ist es aber prinzipiell gleichgiltig, ob es sich um erbliche kontinuierliche oder diskontinuierliche Variationen handelt, beide sind Glieder der gleichen Reihe. Und so lautet der Schluß dann, daß die Mutationen und die ihnen gleichwertigen erblichen Variationen nichts anderes sind, als ein Ausdruck für die Vererbung erworbener Eigenschaften.

Erläutern wir schließlich die verschiedenen Erklärungsmöglichkeiten noch an einem Beispiel. Die besten englischen Rennpferde

liefen vor etwa 100 Jahren im Durchschnitt 3 Minuten per englische Meile, jetzt nur etwa zwei. Dies kann auf mehrere Arten entstanden sein, wenn man von der Möglichkeit, die das ganze Beispiel hinfällig machen könnte, absieht, daß es nur an den besseren jetzigen Trainiermethoden liegt. Entweder ist die Vervollkommnung nur eine scheinbare. In Wirklichkeit ist es so, wie beim oben besprochenen Schlanstedter Roggen, der in 20jähriger Arbeit gezüchtet wurde, und bei Kenntnis der Gesetze der reinen Linien in einem Jahr hätte fertig sein können. Das heißt, in der Rennpferdepopulation gab es schnellere und langsamere Linien, die im Laufe der Zeit nur durch geschickte Auslese getrennt wurden. Oder der Weg ging so, daß schnellere Tiere als Mutanten auftraten, ausgelesen wurden und so ihre Eigenschaften auf ihren Stamm übertrugen. Tatsächlich gehen berühmte Zuchtstämme ja auf einen einzigen erfolgreichen Stammvater zurück. Nun müssen wir entweder annehmen, daß die Keimzellen aus sich heraus, oder unter dem Einfluß direkter, vom Zustand des Soma unabhängiger Reize abänderten und zwar gerade in der Richtung der Rennfähigkeit. Oder aber wir nehmen an, daß bei einzelnen Individuen sich unter dem Einfluß des Training und der gesamten Behandlung, d. h. der Lebenslage, die Fähigkeit in der betreffenden Richtung steigerte und dann, wenn die noch unbekannten Umstände, die den Übergang in die Keimzellen ermöglichen, wie etwa Zusammentreffen von Reizzustand und sensibler Periode, eintraten, sich erblich fixierte. Beide Interpretationen erklären in gleicher Weise, warum die einen Züchter behaupten, man müsse die Nachkommen erfolgreicher Individuen züchten, die anderen aber gerade von solchen nichts wissen wollen. Die letztere Interpretation möchte doch die verständlichere sein; aber es ist auch zuzugeben, daß das vorliegende Tatsachenmaterial die Verfechtung eines bestimmten Standpunkts noch sehr schwer erscheinen läßt.

Wollen wir also die Vererbung erworbener Eigenschaften als wahrscheinlich annehmen und auch die Mutation als Ausdruck des gleichen Erscheinungskomplexes auffassen, so bleibt immer noch eine Frage zu beantworten. Wir haben gesehen, daß Mutationen meist mit ihrem ersten Auftreten in vollem Umfang erblich sind. Das ist auch selbstverständlich, wenn man vom Standpunkt der Lehre von den

Erbeinheiten aus annimmt, daß sie durch Addition eines neuen Genes zur Erbmasse zu stande kommen. Vom Standpunkt der Vererbung erworbener Eigenschaften aus muß das aber nicht der Fall sein, da ist vielmehr ein allmähliches Entstehen voller Erblichkeit denkbar. Eine erworbene Eigenschaft ist ja schließlich die Reaktion eines Organismus auf einen Reiz, und ihre Vererbung wäre also das Andauern der Reaktion bis zur folgenden Generation. Die Vererbung wäre also, wie vor allem Semon es verficht, in letzter Linie eine Erscheinung der Reizphysiologie. Aus ihr wären aber vor allem zwei Gesetzmäßigkeiten auf sie anwendbar: einmal die Tatsache, daß die Wirkung eines Reizes nach seinem Aufhören anhalten kann, die Nachwirkung, sodann die Tatsache, daß wiederholte Reize eine Summierung der Wirkung bedingen. Nun führen in der Tat manche Tatsachen auf diesem Weg von der Reaktion auf Reiz über Nachwirkung und Summation zur Vererbung über. Frl. von Chauvin hielt einmal bei einem Versuch Axolotl so, daß sie immer nur 12 Stunden im Wasser bleiben konnten und 12 Stunden an Land verbringen mußten. Als sie nun den Versuch dadurch beendigte, daß sie den Tieren dauernd das Wasserbecken zur Verfügung ließ, gingen sie trotzdem noch Monate lang jede Nacht an Land. Von einem solchen Befund ist aber der Weg zu einer Nachwirkung auf die nächste Generation nicht weit. In den verschiedenen besprochenen Amphibienversuchen Kammerers zeigte sich die den Eltern induzierte Erscheinung, z. B. die gelbe Farbe der Salamander, bei normal gehaltenen Nachkommen zwar abgeschwächt, aber in deutlicher Nachwirkung, hielt aber der Reiz an, so trat eine Summation der Wirkung ein, noch gelbere oder noch schwärzere Salamander wurden in einem Fall erzeugt, Larven auf noch früheren oder späteren Stadien geboren, als in der vorhergehenden Generation, versehen mit noch besseren Anpassungen an das Wasser- oder Landleben. Oder die Nachkommen der von Pictet mit ungewohntem Futter ernährten Raupen, das sie nur widerwillig und gezwungen annahmen, fraßen die gleiche Nahrung ohne weiteres. Bei Hühnern, die von Houssay zur Fleischnahrung gezwungen wurden, vergrößerten sich die Krallen in jeder neuen Generation mehr, wurde der Muskelmagen immer dünnwandiger. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß Reiznachwirkung und Summation auch auf folgende

Generationen sich erstrecken. Es fragt sich nur, wann daraus eine volle Erblichkeit wird, die durch entgegengesetzte Reize ohne weiteres nicht mehr beeinflußt wird. Vom physiologischen Gesichtspunkt aus muß man erwarten, daß das nur eine Frage der Quantität der Reize ist, etwa so, wie es sich beim Einfahren eines Reflexes verhält. In der Tat findet Woltereck, daß eine als Lebenslagevariation aufzufassende extreme Helmform der Daphnien nach 2 jähriger Bewirkung, also Summation des Reizes in zahllosen Generationen, schließlich erblich wird. Und das wieder führt dazu, die Kluft zu den plötzlich erblichen Mutationen zu überbrücken; denn es zeigte sich stets da, wo man etwas von den Bedingungen ihres Entstehens kannte, daß es extreme Reize waren, die sie hervorriefen. Extreme Reize zur richtigen Zeit, etwa der sensiblen Periode der Geschlechtszellen, angewandt, bedeuteten also das Gleiche wie schwächere Reize in Summation über Generationen. Wie viel Wahrscheinlichkeit aber ein derartiger Gedankengang hat, zeigt die Existenz der mit den Mutationserscheinungen eng verknüpften sogenannten Halbrassen und Mittelrassen von de Vries. Es kommt vor, daß ein Merkmal, wie die anormale Blättchenzahl beim Klee in ganz seltenen Exemplaren auftritt, ohne erblich zu sein. Solche diskontinuierlichen Variationen können sich aber auch in ganz geringem Maß als erblich zeigen, und dann spricht de Vries von einer Halbrasse, weil in diesem Fall halbe Variationskurven gefunden werden. In anderen Fällen halten solche Formen aber in der Erblichkeit den Stammformen die Wage oder geben sogar unter günstigen Bedingungen mehr anormale als normale Nachkommen; dann spricht de Vries von Mittelrassen. Auch im Tierreich fehlt es nicht an entsprechenden Fällen. So fand Delcourt bei der Fliege Drosophila das plötzliche mutationsartige Auftreten einer abnormen Flügeladerung, die sich aber nur mit 30—35% erblich erwies. Plate fand in bestimmten Mäusestämmen das Auftreten merkwürdiger Knickschwänze, die wahrscheinlich eine im Gefolge von Bastardierung auftretende Mutation darstellen. Sie war aber nicht voll, sondern nur in gewissem Maße, maximal mit 90% erblich. Oder Barfurth zeigte, daß die gelegentlich auftretende Pentadactylie in normal vierzehigen Hühnerstämmen bei reiner Weiterzucht mit 40—60% erblich ist, während sie ja in typisch fünfzehigen Stämmen voll erblich ist.

Es konnten aber die 3 Stufen der nicht erblichen diskontinuierlichen Varianten, Halbrassen und Mittelrassen weder ineinander noch in Mutationen übergeführt werden. Nach dem vorher ausgeführten bedürfte es aber dazu vielleicht nur der Kenntnis des adäquaten Reizes, der jene Anomalie hervorruft, um durch seine Summationswirkung auf dem Wege über jene 3 Etappen die Mutation zu erzeugen. Vielleicht ist ein Schritt in dieser Richtung in den schon früher erwähnten Unter-

Fig. 81.
Lord Mortons Quaggahengst. Nach Ewart.

suchungen an Mikroorganismen zu erblicken, die allerdings sich nur ungeschlechtlich vermehren. Wolf konnte nämlich beim Micrococcus prodigiosus durch chemische Agentien Farbveränderungen erzielen, die teils nicht erbliche Fluktuationen waren, also nach Aufhören des Reizes wieder verschwanden, teils sich unvollkommen vererbten, also in einem gewissen Prozentsatz erblich waren, während der Rest „zurückschlug", teils dauernd erblich waren und deshalb Mutanten genannt wurden. Gewiß eine schöne Reihe der Erzeugung der drei

postulierten Erblichkeitsstufen durch äußere Bedingungen im Experiment und zwar bei Organismen, bei denen Soma und Geschlechtszellen nicht zu trennen sind. Zweifellos liegt hier wie in dem ganzen Gebiet, das wir jetzt kennen gelernt haben, noch eine Fülle von Möglichkeiten und Notwendigkeiten für weitere Forschung. Doch damit sind wir wohl an der Grenze angelangt, die die Interpretation und Verknüpfung der Tatsachen von den Hypothesen scheidet. Nur ein kleiner Schritt und wir befinden uns bei Herings berühmtem Vergleich der Vererbungsphänomene mit dem Gedächtnis und Semons

Fig. 82.
Lord Mortons Quaggabastard. Nach Ewart.

darauf aufbauender Theorie der Mneme. Doch wollen wir in diesen Vorlesungen uns diesseits der Grenze halten.

Wir können diese ebenso interessanten wie weiterer Aufklärung bedürftigen Probleme nicht verlassen, ohne noch einige kurze Worte einer Erscheinung gewidmet zu haben, die, so unbiologisch ihre Grundgedanken sind, doch immer wieder auftaucht und besonders in der praktischen Tierzucht ihren Spuk treibt, der sogenannten Telegonie. Keiminfektion oder Telegonie bedeutet, daß, wenn mehrere Väter nacheinander das gleiche Weibchen befruchten, die Nachkommen aus der späteren Befruchtung Charaktere des früheren Vaters zeigen sollen. Hundezüchter lassen oft, weil sie an diese Möglichkeit glauben, Rassehunde niemals von einem Köter decken, der ihnen die ganze spätere

Nachkommenschaft mit einem Rassehund verderben soll. Die Aufmerksamkeit wurde auf diese Erscheinung erst durch den berühmt gewordenen Fall der Stute des Lord Morton gelenkt, den sogar Darwin als beweiskräftig ansah. Eine kastanienbraune Stute, die mit einem Quaggahengst, der in Fig. 81 abgebildet ist, bastardiert worden war, gebar später, als sie von einem Araberhengst befruchtet wurde, drei braune gestreifte Füllen, von denen eines mehr Zebrastreifen besaß als der Quaggabastard und von Anfang an eine kurze, steife und aufrechte Mähne besitzen sollte. Ewart, der auch nebenstehend wiedergegebene Bilder des Quaggabastards (Fig. 82) wie des gestreiften Füllens (Fig. 83)

Fig. 83.
Lord Mortons gestreiftes Füllen. Nach Ewart.

beibrachte, hat nun einmal die genaue Herkunft dieser Pferde eruiert und dabei festgestellt, daß die Mutterstute ein Halbblut zwischen einem Araber und einem indischen Pony war, welch letzteres eine Streifung besitzt von der Art wie sie die Füllen zeigten, ferner aber auch festgestellt, daß die Angabe der aufrechten Mähne, die von einem Reitknecht stammte, durch zeitgenössische Abbildungen des Füllen widerlegt wird. Sodann hat aber Ewart an mehreren Haussäugetieren und Vögeln, besonders auch am Pferd nach Kreuzung mit Zebra durch zahlreiche Experimente festgestellt, daß die Telegonie ins Reich der Fabel gehört; und de Parana, der in Brasilien die gleichen Versuche in riesigem Maßstabe nach Zebra- wie nach Eselkreuzung ausführte,

kam zu dem gleichen Resultat. Die Telegonie, die für den mit der Befruchtungs- und Vererbungslehre Vertrauten ohnedies ein Unding darstellt, kann also ruhig als überwundener Irrtum verschwinden, der nur noch Kuriositätsinteresse hat.

Elfte Vorlesung.

Das Mendelsche Gesetz und seine Begründung. Die daraus folgenden Zahlenkonsequenzen.

Wir sind nunmehr mit den genügenden Kenntnissen der Eigenschaften der Organismen, die für die Erblichkeitsprobleme in Betracht kommen, ausgestattet, um der wichtigen Frage nahe treten zu können, wie diese Eigenschaften auf die Nachkommen vererbt werden, ihr erbliches Verhalten zu analysieren. Wenn der physiologische Chemiker — man denke an Ehrlichs berühmte Studien — die Wirkung einer Molekülgruppe auf physiologische Vorgänge studieren will, so wird er sie mit allen möglichen Grundsubstanzen verbinden, um aus der Übereinstimmung resp. Verschiedenheit in der Wirkung aller jener Verbindungen seine Schlüsse ziehen zu können. Eine ganz entsprechende Methode bietet sich nun für das Studium des Verhaltens der Erbeinheiten dar: man wird sie mit möglichst verschiedenen anderen Grundkörpern in Verbindung bringen und die neuen Kombinationen in ihrem Verhalten studieren. Die Kombination von Erbeinheiten ist aber nur auf einem Weg möglich, auf dem Weg der Bastardierung. Sie muß also als das wichtigste Mittel angesehen werden, einmal das Verhalten der Gene bei der Vererbung festzustellen, sodann die genotypische Zusammensetzung eines Organismus zu analysieren. Unter Bastardierung ist daher in diesem Zusammenhang die Fortpflanzung zwischen zwei genotypisch irgendwie verschiedenen Individuen zu bezeichnen: ein Bastard kann eben so wohl aus der Kreuzung von Individuen zweier reiner Linien, als zweier systematischer Varietäten, Arten oder Gattungen hervorgehen.

Die Bastardierungslehre ist nun in der Neuzeit zu ganz besonders glänzenden Resultaten gelangt, die in ihrer großen Bedeutung das Zentrum der neueren Erblichkeitsforschung darstellen. Nicht etwa, daß man früher nicht bastardiert hätte; aber die ältere Bastardforschung hatte es nicht erreichen können, in ihre zahlreichen Einzelbefunde die Ordnung einer Gesetzmäßigkeit zu bringen. Ja, es ist noch nicht so lange her, daß man überzeugt war, daß die Mannigfaltigkeit der Erscheinungen sich überhaupt keinem Gesetz fügen könne. Und doch ist jetzt das Unmögliche gelungen, ein Fortschritt, der, wie allgemein bekannt, erst der Genialität Gregor Mendels gelang. Seine und seiner Nachfolger Untersuchungen haben mit einem Schlag Ordnung in das Chaos widerspruchsvoller Resultate gebracht. Das werden wir besonders klar erkennen, wenn wir einen kurzen Blick auf die Ergebnisse der älteren Bastardforschung werfen. Sie ist in der Hauptsache das Werk der Botaniker, von denen sich hervorragende Forscher wie Kölreuter, Knight, Gärtner, Focke, Naudin, Wichura jenen Fragen widmeten, während im Tierreich die Fälle von Bastardierungen, die an Haustieren vorgenommen wurden, meist der Wissenschaft verloren gingen. Im Wesentlichen hat nur Darwin in großem Maßstabe das ihm zugängliche Material gesammelt und durch seine eigenen berühmten Untersuchungen bereichert. Nach ihm kann für die Zeit vor der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze nur noch Standfuss genannt werden, dessen Schmetterlingskreuzungen klassisch zu nennen sind.

Wenn man die Erfahrungen der älteren Bastardforschung überblickt, bemerkt man immer wieder mit Staunen, wie nahe sie oft der Entdeckung der Gesetzmäßigkeit gewesen ist. Es war ihr bekannt, daß das Verhalten der ersten Bastardgeneration ein ganz verschiedenes sein kann. Die Bastarde zeigten manchmal eine vollständige Vermischung der Charaktere der Elternindividuen oder sie zeigten in gewissen Teilen väterliche, in anderen mütterliche Eigenschaften. Es war aber auch bekannt, daß oft die Eigenschaften des einen der Eltern über die des anderen überwogen, präpotent waren, oder, wie der Tierzüchter sagt, eine höhere Durchschlagskraft besaßen; man nannte solche Bastarde wohl auch goneokline und zwar patrokline, wenn sie

mehr nach dem Vater, matrokline, wenn sie mehr nach der Mutter schlugen. Oft fand man aber auch ein völliges Überwiegen des einen der Eltern, sodaß die Nachkommenschaft nur den einen Charakter zeigte. Um aus den vielen Beispielen, die Darwin anführte, nur einige zu nennen — und es ließen sich leicht entsprechende aus dem Pflanzenreich zufügen — so sei an den von Godin berichteten Fall einer ziegenähnlichen Schafrasse vom Kap erinnert, deren Widder bei Kreuzung mit 12 verschiedenartigen Mutterschafen immer nur Nachkommenschaft seiner Rasse produzierte. Oder wird das Seidenhuhn mit einem Bantamhuhn gekreuzt, so zeigt die Nachkommenschaft nicht eine Spur der seidigen Federn. Es war aber auch bekannt, daß es Eigenschaften gibt, die bei Bastardierung nie verschmelzen, und zwar stellte Darwin fest, daß dies vor allem solche sind, die vorwiegend bei domestizierten Tieren und Pflanzen als Sports auftreten, wie distinkte Farben, Nacktheit der Haut, Glätte der Blätter, Fehlen von Hörnern oder Schwanz, überzählige Zehen, Zwergwuchs und viele andere Abnormitäten. Entweder schlagen die Nachkommen typisch nach einem der Eltern: Kreuzung von grauen und weißen Mäusen liefert graue; oder aber in der Nachkommenschaft treten die beiden Elterntypen rein auf, wie etwa wenn horn- oder schwanzlose Rassen mit normalen gekreuzt werden. Ja, es können sogar die beiden elterlichen Typen an einem Individuum getrennt auftreten: Bei Kreuzung fünfzehiger Dorkinghühner mit vierzehigen Rassen können Nachkommen entstehen, die an einem Fuß 4 am anderen 5 Zehen haben; bei Kreuzung von Einhuferschweinen mit normalen können Junge entstehen, die zwei normale und zwei einhufige Füße haben. Die wenigen Beispiele mögen genügen, um die beobachteten Verschiedenheiten der Kreuzungsresultate zu zeigen.

Diesem verschiedenen Ausfall der ersten Bastardgeneration entspricht nun auch die Mannigfaltigkeit im Verhalten weiterer Generationen. Da sind zunächst die Bastarde mit Vermischung der elterlichen Eigenschaften, die diesen Zustand rein weitervererben, wie vor allem bei Pflanzenbastarden, z. B. dem später noch zu besprechenden Aegilops-Bastard beobachtet wurde. Bei anderen zeigten sich aber die elterlichen Eigenschaften in der späteren Nachkommenschaft in der allerverschiedensten Weise gemischt. Besonderes Interesse fanden solche Fälle

natürlich wegen ihrer praktischen Bedeutung. Denn wenn in der Nachkommenschaft der Bastarde eine solche „Variabilität" auftrat, so konnte dies entweder im Interesse der Hervorbringung neuer Handelssorten sehr begrüßt werden, oder bei der Sorge um Erzielung „reinblütiger" Formen die Bastardierung verabscheuen lassen. Für unseren jetzigen Standpunkt sind derartige Beobachtungen natürlich besonders interessant. So lesen wir bei Darwin: „Wenn zwei distinkte Rassen gekreuzt werden, so sind die Nachkommen der ersten Generation allgemein nahezu gleichförmig im Charakter . . . Aber um von ihnen weiter zu züchten, sind sie, wie man gefunden hat, völlig nutzlos; denn wenn sie auch selbst im Charakter gleichförmig sein mögen, so ergeben sie doch, wenn sie gepaart werden, viele Generationen hindurch erstaunlich verschiedenartige Nachkommen. Der Züchter wird zur Verzweiflung getrieben und kommt zu dem Schluß, daß er nie im stande sein werde, eine intermediäre Rasse zu bilden." Da haben wir den Beobachtungskern der Mendelschen Entdeckungen bereits niedergelegt. Ja auf botanischer Seite wußte man sogar, daß in den späteren Bastardgenerationen nicht nur eine „Variabilität" zu konstatieren ist, sondern daß die Charaktere der Eltern wieder rein erscheinen können, und Naudin fand 1862 dafür eine Erklärung, die sich kaum von der Mendelschen unterscheidet.

Bei dieser Verschiedenartigkeit der späteren Bastardgenerationen fiel nun vor allem auch eins auf, daß oft Charaktere auftraten, die die Eltern nicht besessen hatten. Ihre nähere Betrachtung führte zu der Auffassung, daß es Charaktere der Ahnenformen seien, Atavismen, die durch die Kreuzung zum Vorschein gebracht wurden. So kam bei Kreuzung von Hühnerrassen in der Nachkommenschaft plötzlich die Farbe des wilden Bankivahuhnes, des vermutlichen Vorfahren der domestizierten Hühner zum Vorschein; und besonders berühmt wurden ja Darwins Taubenkreuzungen, die zeigten, daß in der Bastardnachkommenschaft verschiedenartiger Taubenrassen die Farbe und Zeichnung der wilden Felstaube auftritt. Ein Zusammenhang dieser Erscheinung mit den anderen ebenso zusammenhangslosen Erfahrungen der Bastardforschung konnte aber nicht eruiert werden. Und den schon erwähnten lassen sich so noch manche isoliert stehende Befunde

anschließen. So war bekannt, daß durch Bastardierung einzelne Eigenschaften von einer Rasse gesondert abgespalten und mit einer anderen verbunden werden können, eine Methode, die besonders in der gärtnerischen Praxis eine große Rolle spielte und spielt. Der Erfolg konnte aber immer nur durch sorgfältige Auswahl in einer Reihe von Generationen erzielt werden. So berichtet Darwin, daß Lord Orford seine berühmte Meute von Windspielen einmal mit einer Bulldogge kreuzte, „welche Rasse deshalb gewählt wurde, weil ihr das Vermögen des Spürens abgeht, und weil sie das besitzt, was gewünscht wurde, Mut und Ausdauer. In dem Verlauf von sechs oder sieben Generationen waren alle Spuren der äußeren Form der Bulldogge eliminiert, aber der Mut und die Ausdauer blieben."

Diese wenigen Beispiele aus den Resultaten der älteren Bastardforschung mögen genügen. Sie zeigen ausreichend, warum die Anschauung herrschen konnte, daß in dies Chaos keine Gesetzmäßigkeit gebracht werden könne. Und wie verständlich erscheinen uns jetzt die Mehrzahl der Erscheinungen, seit der geniale Scharfblick Mendels die in ihrer Grundlage so einfache Gesetzmäßigkeit fand, die all dem zu Grunde liegt. Mendels klassische Schrift erschien im Jahre 1865 um 35 Jahre hindurch unbekannt zu bleiben. Und doch hätte ihr Bekanntwerden die größten Perspektiven eröffnen müssen. Welche Entwicklung die Biologie genommen haben würde, wenn Darwin sie gekannt hätte, bemerkt einmal Bateson, ist kaum auszudenken. Merkwürdigerweise aber hatten Größen seines Faches wie Nägeli, nicht den Weitblick, die Bedeutung dieser Forschungen zu erkennen. Andere, die vielleicht dazu befähigt gewesen wären, bekamen die an verborgenem Ort publizierte Schrift nicht zu sehen und da Mendel selbst nicht mehr darauf zurückkam, blieb sie verschollen, bis im Jahre 1900 gleichzeitig de Vries, Correns und Tschermak sie ans Licht zogen. Welchen Einfluß diese kurze Publikation seitdem auf die gesamte Biologie gewonnen hat, ist heute jedermann bekannt; das äußere Symbol dafür ist die Bezeichnung Mendelismus für die ganze moderne Bastardlehre. Die klassische Schrift des Augustinerpaters vom Königskloster in Brünn ist in ihrer Kürze und wundervollen Klarheit noch heute, wo so viel Material gleicher Art vorliegt, die beste Lektüre zur Einführung in die

moderne Bastardlehre, sodaß wir sie auch hier zum Ausgangspunkt nehmen wollen. Wer Mendels Methode, Resultate und Schlüsse verstanden hat, ist für das Verständnis aller weiteren Resultate ausgerüstet.

Mendels Erfolg in dem Bestreben, ein Gesetz der Bastardierung zu finden, basiert auf der klaren Erkenntnis der Notwendigkeit, daß einmal die Versuche in solchem Maßstab ausgeführt werden müssen, daß man die Zahl der verschiedenartigen Bastardnachkommen genau feststellen kann, daß man ferner die Formen den richtigen Generationen zuordnen und so ihre Zahlenbeziehungen vergleichen kann. In achtjähriger Arbeit führte er seine Versuche an Erbsen aus, die ihm aus verschiedenen Gründen das geeignete Material schienen. Sie besitzen eine Anzahl gut unterscheidbarer konstanter Rassen, sie haben Selbstbefruchtung, die stattfindet, bevor sich die Blüte öffnet, sodaß Fremdbestäubung leicht ausgeschlossen werden kann, und die Bastarde zeigen normale Fruchtbarkeit. Für den Versuch wurden nun verschiedene Rassen gewählt, nachdem im Vorversuch festgestellt war, daß sie reine Nachkommen gaben. Um zu verfolgen, wie sich die Charaktere der Pflanzen in der Nachkommenschaft verhalten, wurde — und das ist wieder einer der scheinbar so einfachen Grundgedanken — jedes Paar von Charakteren, durch das sich zwei Rassen unterscheiden, getrennt betrachtet, also eben so viel Einzelexperimente ausgeführt, als Unterscheidungsmerkmale vorhanden waren. Als zur Verfolgung geeignet wurden sieben Merkmalspaare gewählt, nämlich:

1. Die Samen sind entweder rund oder kantig.
2. Die Cotyledonen im Samen, die durch die Schale durchschimmern, sind entweder hellgelb oder orange resp. grün.
3. Die Samenschale ist entweder weiß oder gefärbt (grau, graubraun, lederbraun, violett gefleckt). In ersterem Fall sind auch die Blüten weiß, in letzterem farbig (Purpur, violett und rot).
4. Die reifen Hülsen sind entweder einfach aufgeblasen oder zwischen den Samen tief eingeschnitten.
5. Die unreifen Hülsen sind grün oder gelb.
6. Die Blüten sind entweder achsenständig oder endständig.
7. Die Stammachse ist entweder sehr lang oder kurz (etwa 5 : 1).

Pflanzen mit diesen Eigenschaften wurden also paarweise gekreuzt und zwar nach beiden Richtungen, was sich für den Erfolg als gleichgiltig erwies. Die erste Bastardgeneration, die wir gleich hier mit der jetzt allgemein üblichen Punnettschen Bezeichnung als die F_1 (1. Filial)-Generation bezeichnen wollen, zeigte nun in allen Kulturen eine völlige Gleichheit und zwar folgte sie in ihrem Aussehen ausschließlich dem einen der Eltern. Also im ersten Fall waren sämtliche Samen rund, die Eigenschaft kantig schien verschwunden. Mendel bezeichnet nun die ausschließlich sichtbare Eigenschaft als die dominante, die nichtsichtbare, aber, wie sich gleich zeigen wird, doch noch vorhandene, als die rezessive, und in der obigen Aufzählung sind die Charaktere, die sich als dominant erwiesen, gesperrt gedruckt. Diese F_1-Pflanzen wurden nun durch Selbstbefruchtung vermehrt und so die folgende, die F_2-Generation erhalten. Und in ihr traten nun wieder die Charaktere der beiden Elternpflanzen auf, und zwar waren es typisch in sämtlichen Kulturen auf je 3 dominante 1 rezessiver; Zwischenformen aber fanden sich nie. Die genauen Zahlen für die 7 Versuchsreihen gibt die folgende Tabelle:

Nr.	Charakter	Gesamtzahl in F_2	Davon		$D : R$	Gezählt wurden:
			Dominante D	Rezessive R		
1	Samengestalt. . .	7324	5474	1850	2,96 : 1	die Samen
2	Farbe der Cotyledonen	8023	6022	2001	3,01 : 1	die Samen
3	Farbe der Samenschalen u. Blüten	929	705	224	3,15 : 1	Ganze Pflanzen
4	Form der Hülsen	1181	882	299	2,95 : 1	» »
5	Farbe der Hülsen	580	428	152	2,82 : 1	» »
6	Blütenstellung . .	858	651	207	3,14 : 1	» »
7	Achsenlänge . . .	1064	787	277	2,84 : 1	» »
	Σ	19959	14949	5010	2,98 : 1	Σ

Es sei hier gleich hinzugefügt, daß Mendels Experimente von einer großen Zahl von Forschern wiederholt und bestätigt wurden. Die folgende Tabelle, die Johannsen zusammenstellte, gibt die Gesamtresultate aller dieser Versuche, die wie ersichtlich, mit größter

Genauigkeit das Verhältnis 3 : 1 ergeben, da die geringe Abweichung innerhalb der berechneten Fehlergrenze liegt:

Forscher	*D* Gelbe Samen	*R* Grüne Samen	Gesamtzahl	*D* : *R*	Mittlere Fehler
Mendel 1865 . . .	6022	2001	8023	3,0024 : 0,9976	± 0,0193
Correns 1900 . . .	1394	453	1847	3,0189 : 0,9811	± 0,0403
Tschermak 1900. .	3580	1190	4770	3,0021 : 0,9979	± 0,0251
Hurst 1904. . . .	1310	445	1755	2,9858 : 1,0142	± 0,0413
Bateson u. A. 1905.	11903	3903	15806	3,0123 : 0,9877	± 0,0138
Lock 1905	1438	514	1952	2,9467 : 1,0533	± 0,0392
Sämtliche	25647	8506	34153	3,0038 : 0,9962	± 0,0094

Die weitere Frage ist nun die, was aus den 3 Dominanten und 1 Rezessiven in der folgenden Generation F_3 wird, die wieder durch Selbstbefruchtung mit Registrierung jeder einzelnen Pflanze erhalten wurde. Dabei zeigte sich, daß die Rezessiven ausschließlich Nachkommen ihrer eigenen Art gaben. Die Dominanten erwiesen sich aber als zweierlei Art. Ein Drittel von ihnen gab ebenfalls nur Nachkommenschaft gleicher Art, zwei Drittel aber verhielten sich ebenso wie die Bastarde in F_1, d. h. ihre Nachkommenschaft war wieder im Verhältnis von 3 Dominanten zu 1 Rezessiven gespalten. Um eine wirkliche Zahl zu nennen, so gaben von 565 Pflanzen, die aus runden (dominanten) Samen von F_2 gezogen waren, 193 nur runde Samen, 372 aber runde und kantige im Verhältnis von 3 : 1. Da sämtliche Versuche die gleichen Zahlenverhältnisse gaben, so folgt daraus, daß die Pflanzen in F_2 aus drei Gruppen bestehen, $^1/_4$, welche nur den dominanten Charakter besitzen, $^1/_4$, welche nur den rezessiven haben, sowie $^2/_4$, welche ebenso zusammengesetzt sind, wie die Bastarde von F_1, also beide Charaktere vereinigen.

Die Zucht in weiteren 6 Generationen zeigte nun, daß stets das gleiche stattfindet, daß nämlich die Viertel reiner Dominanten und reiner Rezessive immer nur reine Nachkommen geben, die $^2/_4$ Bastarde aber immer wieder im Verhältnis von 1 Dominante : 2 Bastarden:

1 Rezessiven spalten. Wenn A der dominante, a der rezessive Charakter ist, so erfolgt stets die Spaltung der Bastarde in

$$A + 2Aa + a.$$

Es folgt daraus, daß in jeder Generation immer wieder die Charaktere der Bastardeltern rein abgespalten werden, sodaß sich bei reiner Fortpflanzung und gleichmäßiger Fruchtbarkeit der Bastarde immer mehr die Stammformen wieder zeigen, ohne daß die Bastardformen völlig verschwänden. Wenn angenommen wird, daß jede Pflanze nur 4 Samen reife, so ergäben sich in weiteren Generationen die Zahlen:

Generation	A	Aa	a		A	:	Aa	:	a
1	1	2	1		1	:	2	:	1
2	6	4	6	=	3	:	2	:	3
3	28	8	28		7	:	2	:	7
4	120	16	120		15	:	2	:	15
5	496	32	496		31	:	2	:	31
n					$2^n - 1$	:	2	:	$2^n - 1$

Und nun ging Mendel dazu über, zu untersuchen, was sich ereignet, wenn Pflanzen gekreuzt werden, die sich in 2 oder mehr Paaren von Charakteren unterscheiden (Dihybriden, Trihybriden usw.), also z. B. wenn die Mutterpflanze runde gelbe Samen, die Vaterpflanze kantige grüne besitzt. Es zeigte sich dabei, daß in F_1 ausschließlich die dominanten Merkmale sichtbar waren, gleichgültig ob sie sich auf einer der Elternpflanzen allein befunden hatten, oder teils auf einer, teils auf einer anderen. In dem Beispiel also hatten alle F_1-Pflanzen runde und gelbe Samen. In F_2 aber trat wieder eine Spaltung ein und zwar erschienen alle 4 möglichen Kombinationen, nämlich

I. 315 runde gelbe,
II. 101 kantige gelbe,
III. 108 runde grüne,
IV. 32 kantige grüne.

Es seien nun wieder mit Buchstaben bezeichnet A rund, a kantig, B gelb, b grün, also die dominanten mit großen, die rezessiven mit kleinen. Wenn dann aus diesen Samen die Pflanzen gezogen und gereift wurden, so mußten deren Samen zeigen, ob die betreffenden Pflanzen

in ihren Charakteren rein oder Bastarde waren. Es zeigte sich dann, daß von Gruppe I hervorbrachten

38 Pflanzen runde gelbe Samen, also beschaffen waren *A B*
65 » » » oder grüne, also beschaffen waren *A B b*
60 » » » u. kantige gelbe, also beschaffen waren *A a B*
138 » » » u. grüne, sowie kantige gelbe und grüne, also beschaffen waren *A a B b*.

Es waren also in dieser Gruppe sämtliche Kombinationen vorhanden, die möglich sind, wenn immer die beiden Dominanten mit auftreten. Die II. Gruppe ergab

28 Pflanzen mit kantigen gelben Samen, Beschaffenheit also *a B*
68 » » » » u. grünen Samen, Beschaffenheit also *a B b*.

Es fanden sich also die beiden Kombinationen, die mit der einen Dominante *B* möglich sind. Gruppe III ergab dann:

35 Pflanzen mit runden, grünen Samen, Beschaffenheit demnach *A b*
67 » » » u. kantigen grünen, » » *A a b*.

Das heißt also die beiden möglichen Kombinationen mit der anderen Dominanten *A*. Endlich die Pflanzen aus Gruppe IV gaben sämtlich Samen vom gleichen Charakter, also kantig und grün

30 Pflanzen mit kantigen grünen Samen, beschaffen also *ab*.

Sie enthielten also nur die beiden reinen Rezessive.

Diese sämtlichen Pflanzen lassen sich nun aus diesen Ergebnissen in 3 Gruppen ordnen. 1. *AB, aB, Ab, ab,* die alle durchschnittlich 33mal auftraten und jeden Charakter nur rein besitzen, entweder dominant oder rezessiv. In der Tat ist ihre Nachkommenschaft in der nächsten Generation ebenso beschaffen. 2. *ABb, aBb, AaB, Aab,* die im Durchschnitt je 65mal kamen und in je einem Charakter Bastarde sind, d. h. das dominante und rezessive Merkmal tragen, im anderen aber rein sind. In der nächsten Generation bleibt dementsprechend das eine Merkmal rein, das andere variiert wieder. 3. Die Form *AaBb,* die 138mal auftrat und in beiden Eigenschaften Bastard ist, daher in der nächsten Generation genau das gleiche ergab wie F_2 aus F_1. Das Verhältnis dieser 3 Gruppen zeigt sich aber auf das Beste wie 1 : 2 : 4. Ordnet man daher die Individuen von F_2 ansteigend nach ihrem Bastardcharakter an, so ergibt sich die Reihe:

$$AB + Ab + aB + ab + 2\,ABb + 2\,aBb + 2\,AaB + 2\,Aab + 4\,AaBb.$$

Diese aber ist, wie Mendel erkannte, die Kombinationsreihe, die aus der Kombination der beiden Ausdrücke entsteht:

$$A + 2Aa + a$$
$$B + 2Bb + b.$$

Daraus folgt aber, daß bei der Bastardierung mit mehreren Merkmalspaaren ein jedes sich völlig unabhängig vom anderen verhält und sie sich in allen Arten kombinieren können, die sich aus der Spaltung der Einzelcharaktere entwickeln lassen. Oder anders ausgedrückt, und das ist vielleicht das wichtigste allgemeine Resultat, der Organismus besteht aus Erbeinheiten, die unabhängig voneinander vererbt werden. Der Beweis dafür ist schließlich darin gegeben, daß wenn alle 7 Charaktere berücksichtigt werden, durch Bastardierung $2^7 = 128$ verschieden kombinierte aber konstante Formen entstehen können (bei 2 Eigenschaften waren es ja $2^2 = 4$), die im Experiment auch alle gezüchtet wurden.

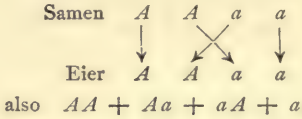
Und nun kommen wir zu der scharfsinnigen Überlegung, die Mendel anstellte, um alle diese Tatsachen zu erklären und die das nicht nur auch tut, sondern in den Stand setzt, alle seither untersuchten Bastardfälle zu erklären, ja sogar das Resultat voraus zu berechnen. Mendel schließt: In der Nachkommenschaft der Bastarde erscheinen so viele konstante Formen, als Kombinationen zwischen den Eigenschaften denkbar sind. Erfahrungsgemäß sind die Formen konstant, die, wie bei jeder gewöhnlichen Befruchtung, aus der Vereinigung gleichartiger Geschlechtszellen, Gameten, hervorgehen. Da aber alle die verschiedenen konstanten Formen aus einer Bastardpflanze gebildet werden, so müssen in ihren Geschlechtsorganen so viele Arten von Geschlechtszellen mit den entsprechenden Eigenschaften gebildet werden, als es konstante Kombinationen gibt. Die Bastarde müssen also — und zwar wohl in gleicher Zahl — reine Gameten bilden mit den möglichen Kombinationen der reinen Eigenschaften. Der Bastard *ABab* bildet demnach Gameten *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*. Unter dieser Annahme, der berühmten Reinheit der Gameten, werden aber alle beobachteten Tatsachen erklärt. Ist sie richtig, so muß sich für jede Kreuzung das Resultat voraussagen lassen. Zur Probe wurde dann unter anderem der schon oft angeführte Dihybride aus den Elternpflanzen *AB* und *ab* (gleich rund gelb und kantig grün) bestäubt mit Pollen der einen Elternpflanze *ab*. Die

Dihybride *ABab* muß also Eier bilden *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*, sodaß diese bestäubt mit Pollen von *ab* nur geben können:

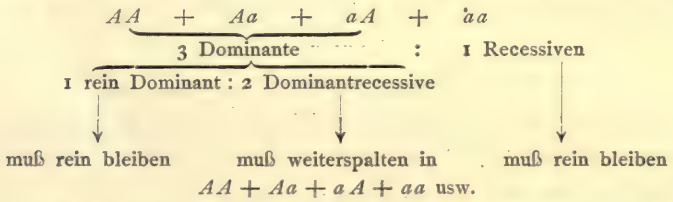
ABab Abab aBab abab,

das heißt die Nachkommenschaft muß in gleicher Zahl rund gelb, rund grün, kantig gelb und kantig grün sein. Das Resultat aber war 31 runde gelbe, 26 runde grüne, 27 kantige gelbe und 26 kantige grüne. Und genau so gut stimmten sämtliche anderen Kontrollen, sodaß in der Tat bewiesen war, daß die Bastarde reine Gameten aller Kombinationen bilden.

Unter diesen Umständen läßt sich natürlich leicht bestimmen, was aus jeder Bastardierung in F_2 und weiterhin entstehen muß. Handelt es sich um ein Eigenschaftspaar $A + a$, so heißt der Bastard *Aa*, und wenn er reine Gameten bildet, sind diese entweder *A* oder *a*. Bei Selbstbefruchtung resp. Inzucht in F_1 können *A* und *a* vom Vater wie der Mutter so zusammen kommen, wie es der Zufall gibt. Es werden also zu gleichen Teilen entstehen nach folgendem Schema



Das ist aber genau das Verhältnis, das wir oben wirklich gesehen haben,



Ebenso muß sich dann aber auch das Verhältnis für 2 Eigenschaftspaare berechnen lassen. Wenn der Bastard *ABab* alle Kombinationen reiner Gameten liefert, so ergibt er *AB*, *Ab*, *aB*, *ab*. Es kann sich also bei der Befruchtung jeder dieser Gameten des einen Elters mit jeder des anderen verbinden, also

AB mit *AB*	*Ab* mit *AB*	*aB* mit *AB*	*ab* mit *AB*
» » *Ab*	» » *Ab*	» » *Ab*	» » *Ab*
» » *aB*	» » *aB*	» » *aB*	» » *aB*
» » *ab*	» » *ab*	» » *ab*	» » *ab*.

Es gibt also 16 Kombinationen. Man führt jetzt allgemein diese Kombination mittels des von Punnett eingeführten Kombinationsschemas aus, das auf den ersten Blick auch in schwierigeren Fällen das Resultat erkennen läßt. Ein Quadrat wird in so viele kleine Quadrate eingeteilt als Kombinationen möglich sind, bei 2 Eigenschaften also 16. Es werden dann die Gametenarten horizontal und vertikal daneben geschrieben und dann in allen senkrecht von ihnen ausgehenden Rubriken wiederholt. Für obigen Fall lautet dann das Schema:

Gameten:	*A B*	*A b*	*a B*	*a b*
A B	*A B* *A B* **rund gelb** 1 I	*A b* *A B* rund gelb 2 V	*a B* *A B* rund gelb 3 VI	*a b* *A B* rund gelb 4 IX
A b	*A B* *A b* rund gelb 5 V	*A b* *A b* **rundgrün** 1 II	*a B* *A b* rund gelb 6 IX	*a b* *A b* rund grün 2 VII
a B	*A B* *a B* rund gelb 7 VI	*Ab* *a B* rund gelb 8 X	*a B* *a B* **kantig gelb** 1 III	*a b* *a B* kantig gelb 2 VIII
a b	*A B* *a b* rund gelb 9 IX	*A b* *a b* rund grün 3 VII	*a B* *a b* kantig gelb 3 VIII	*a b* *a b* **kantig grün** 1 IV

Aus dem Schema ersieht man sofort folgendes: 1. Das Gesamtresultat bei der Spaltung von 2 Eigenschaftspaaren ist in F_2 ein Aufspalten im Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1; und zwar zeigen je 9 Individuen von 16 die beiden dominanten Eigenschaften (*A*, *B*), je 3 die eine Dominante mit der anderen Rezessiven (*A*, *b*), je 3 die andere Dominante mit der einen Rezessiven (a, *B*) und je 1 unter 16 nur die beiden rezessiven Eigenschaften (*a*, *b*). Oben S. 237 wurde das wirkliche Resultat Mendels aus dieser Spaltung angegeben und man sieht, daß in der Tat das Verhältnis von 315 : 101 : 108 : 32 gut mit solcher Verteilung übereinstimmt.

2. Man erkennt, daß unter 16 Individuen nur 4 vorhanden sind, deren Bezeichnung fett gedruckt ist, die nicht Bastardnatur haben, da sie von jedem Eigenschaftspaar nur eines rein besitzen. Von diesen 4 Individuen gehört jedes einer der 4 Gruppen von Formen, die resultieren, an. Eines ist also rein in Bezug auf die beiden dominanten Eigenschaften (*AABB*), also als einziges unter 9 dieser Gruppe, je eines ist rein in Bezug auf eine dominante und die andere rezessive Eigenschaft (*AAbb* oder *aaBB*), also nur eines unter 3 dieser Gruppe, und eines ist endlich rein in Bezug auf die beiden Rezessiven (*aabb*). Da die letzte Gruppe nur 1 von 16 enthält, sind also Individuen mit beiden rezessiven Eigenschaften immer rein. Es würden also nur diese 4 von 16 Individuen bei Selbstbefruchtung rein weiter züchten (natürlich ebenso bei Paarung mit einem anderen Individuum gleicher Konstitution), alle anderen müssen nach Maßgabe ihrer Zusammensetzung weiterspalten.

3. Es werden unter den 16 Formen im ganzen nach ihrer Zusammensetzung 9 Typen vertreten sein, die im Schema mit I—IX bezeichnet sind. I—IV sind die 4 reinen Formen, die eben benannt wurden und die je 1mal vorkommen. V und VI, die je 2mal sich finden, enthalten außer den beiden dominanten Eigenschaften noch eine resp. die andere Rezessive. VII und VIII, die sich ebenfalls zweimal finden, enthalten eine resp. die andere Dominante und zwei Rezessive und endlich IX, der viermal vertreten ist, wird durch den Besitz aller 4 Eigenschaften charakterisiert. Es werden also aus dem Schema die 9 Formen abgelesen, die Mendel, wie wir gesehen haben, gefunden und zur Kombinationsreihe zusammengestellt hatte.

Führen wir, um diese so instruktive Methode sicher zu beherrschen, nun auch noch eine Kombination von 3 Eigenschaftspaaren durch, wobei wir den von Mendel wirklich durchgeführten Fall betrachten, daß gekreuzt werden 2 Pflanzen von der Beschaffenheit:

A runde Samen,	*a* kantige Samen,
B gelbe Cotyledonen,	*b* grüne Cotyledonen,
C graubraune Samenschale,	*c* weiße Samenschale.

Der Bastard heißt also *ABCabc* und erscheint rund, gelb, graubraun. Wenn er reine Gameten bildet, so können diese von 8 verschiedenen Zu-

sammensetzungen sein, entsprechend den 8 möglichen Kombinationen der 3 Buchstabenpaare. Die Gameten lauten also:

ABC ABc AbC aBC Abc aBc abC abc

Ihre Kombination ergibt also 8 × 8 = 64 Möglichkeiten:

	ABC	*ABc*	*AbC*	*aBC*	*Abc*	*aBc*	*abC*	*abc*
ABC	*ABC* *ABC* !**1**	*ABc* *ABC* ! 2	*AbC* *ABC* ! 3	*aBC* *ABC* ! 4	*Abc* *ABC* ! 5	*aBc* *ABC* ! 6	*abC* *ABC* ! 7	*abc* *ABC* ! 8
ABc	*ABC* *ABc* ! 9	*ABc* *ABc* ?**1**	*AbC* *ABc* ! 10	*aBC* *ABc* ! 11	*Abc* *ABc* ? 2	*aBc* *ABc* ? 3	*abC* *ABc* ! 12	*abc* *ABc* ? 4
AbC	*ABC* *AbC* ! 13	*ABc* *AbC* ! 14	*AbC* *AbC* ;**1**	*aBC* *AbC* ! 15	*Abc* *AbC* ; 2	*aBc* *AbC* ! 16	*abC* *AbC* ; 3	*abc* *AbC* ; 4
aBC	*ABC* *aBC* ! 17	*ABc* *aBC* ! 18	*AbC* *aBC* ! 19	*aBC* *aBC* :**1**	*Abc* *aBC* ! 20	*aBc* *aBC* : 2	*abC* *aBC* : 3	*abc* *aBC* : 4
Abc	*ABC* *Abc* ! 21	*ABc* *Abc* ? 5	*AbC* *Abc* ; 5	*aBC* *Abc* !22	*Abc* *Abc* —**1**	*aBc* *Abc* ? 6	*abC* *Abc* ; 6	*abc* *Abc* — 2
aBc	*ABC* *aBc* ! 23	*ABc* *aBc* ? 7	*AbC* *aBc* ! 24	*aBC* *aBc* : 5	*Abc* *aBc* ?8	*aBc* *aBc* +**1**	*abC* *aBc* : 6	*abc* *aBc* + 2
abC	*ABC* *abC* ! 25	*ABc* *abC* ! 26	*AbC* *abC* ; 7	*aBC* *abC* : 7	*Abc* *abC* ; 8	*aBc* *abC* : 8	*abC* *abC* ×**1**	*abc* *abC* × 2
abc	*ABC* *abc* ! 27	*ABc* *abc* ? 9	*AbC* *abc* ; 9	*aBC* *abc* : 9	*Abc* *abc* — 3	*aBc* *abc* + 3	*abC* *abc* × 3	*abc* *abc* **1**

Dies Schema zeigt nun, daß im ganzen 8 verschiedene Samenarten auftreten. 1. runde, gelbe, graubraune *ABC*, 2. runde, gelbe, weiße *ABc*, 3. runde, grüne, graubraune *AbC*, 4. kantige, gelbe, graubraune *aBC*, 5. runde, grüne, weiße *Abc*, 6. kantige, gelbe, weiße *aBc*, 7. kantige, grüne, graubraune *abC* und 8. kantige, grüne, weiße *abc*. Die erste

Gruppe mit allen 3 dominanten Eigenschaften *ABC* ist mit ! gekennzeichnet und umfaßt 27 von 64 Individuen. Unter diesen ist wieder nur eines, das mit der fetten Zahl **I**, rein. Die 2.—4. Gruppe, die je 2 dominante und 1 rezessive Eigenschaft zeigen, also *ABc*, *AbC*, *aBC* ist in je 9 Exemplaren vorhanden, bezeichnet mit ? ; :. Auch hier ist immer nur je 1 Exemplar (mit der fetten Zahl) rein. Die 5.—7. Gruppe besitzt eine dominante und 2 rezessive Eigenschaften, also *Abc*, *aBc*, *abC*, und kommt in je 3 Exemplaren vor, bezeichnet durch — + × und auch hier wieder nur je ein reines Individuum. Endlich enthält die 8. Gruppe mit allen 3 rezessiven Eigenschaften *abc* nur ein reines Individuum.

Es erscheinen also sichtlich 8 verschiedene Typen und zwar sind das, um uns nun wieder der alten Ausdrucksweise zu bedienen, Phaenotypen. Denn nach der Gametenzusammensetzung sind 27 verschiedene Typen, Genotypen, zu unterscheiden (bei 2 Eigenschaften waren es 9). Würden wir sie im Schema auszählen, so fänden wir 8 reine Typen je 1mal, 12 Typen mit je 2 Eigenschaften rein und der 3. unrein je 2mal, 6 Typen mit je einer Eigenschaft rein und zweien unrein je 4mal und einen Typus mit allen 3 Eigenschaften unrein (also *ABCabc*) in 8 Exemplaren. Es lautet also die Phaenotypenverteilung:

$$27\,ABC : 9\,AbC : 9\,ABc : 9\,aBC : 3\,Abc : 3\,aBc : 3\,abC : 1\,abc$$

Die genotypische Verteilung dagegen:

$1\,ABC : 1\,ABc : 1\,AbC : 1\,aBC : 1\,Abc : 1\,aBc : 1\,abC : 1\,abc : 2\,ABCc : 2\,AbCc : 2\,aBCc : 2\,abCc : 2\,ABbC : 2\,ABbc : 2\,aBbC : 2\,aBbc : 2\,AaBC : 2\,AaBc : 2\,AabC$
$2\,Aabc : 4\,ABbCc : 4\,aBbCc : 4\,AaBCc : 4\,AabCc : 4\,AaBbC : 4\,AaBbc : 8\,AaBbCc$

In dem wirklichen Versuch Mendels waren die Zahlen der Pflanzen, die sich als zu diesen 27 Genotypen zugehörig erwiesen:

$$+\,14 + 9 + 11 + 8 + 10 + 10 + 7 \quad + 22 + 17 + 25 + 20 + 15 + 18 + 19$$
$$+\,24 + 14 + 18 + 20 + 16 \quad + 45 + 36 + 38 + 40 + 49 + 48 \quad + 78$$

also in guter Übereinstimmung mit dem erwarteten Verhältnis:

$$1:1:1:1:1:1:1:1:2:2:2:2:2:2:2:2:2:2:2:2:4:4:4:4:4:4:8.$$

Wir sehen somit, wie auch für 3 Eigenschaften aus dem Kombinationsschema alle Erwartungen des Versuchs herausgelesen werden können. Da also die Erwartungen sich alle bei der Annahme der Reinheit der Gameten aus der Kombinationsrechnung ergeben, so lassen sich natürlich alle Zahlenmöglichkeiten auf einfache Weise berechnen. Wir haben

gesehen, daß bei einem Paar von Eigenschaften oder Allelomorphen die Spaltung in F_2 im Verhältnis von 3 : 1 eintritt, also in $\frac{3}{4} + \frac{1}{4}$ Individuen. Da sich das Verhalten bei mehreren Eigenschaften nun aus dem der einzelnen Eigenschaften kombiniert, so muß für 2 Eigenschaften das Resultat sein

$$\left(\frac{3}{4}+\frac{1}{4}\right)\left(\frac{3}{4}+\frac{1}{4}\right) = \frac{9}{16} + 2 \cdot \frac{3}{16} + \frac{1}{16}$$

und für 3 Eigenschaften

$$\left(\frac{3}{4}+\frac{1}{4}\right)^3 = \frac{27}{64} + 3 \cdot \frac{9}{64} + 3 \cdot \frac{3}{64} + \frac{1}{64}$$

also das, was wir soeben im Kombinationsschema gesehen haben. Allgemein also für n Eigenschaften $= \left(\frac{3}{4}+\frac{1}{4}\right)^n$

Es beträgt somit die Anzahl der in F_2 auftretenden Phaenotypen 2^n also bei 3 Eigenschaften 8. Unter diesen sind, wie wir gesehen haben, ebenfalls 2^n rein, und ebenso groß ist ja die Zahl der möglichen Gametenarten des Bastards. Von diesen 2^n Phaenotypen zeigt einer die Charaktere sämtlicher n (im Beispiel 3) dominanten Eigenschaften, je einer den Charakter von n — 1 Dominanten und 1 Rezessiven (im Beispiel 2 Dom. und 1 Rez.), je einer den von n — 2 dominanten und 2 rezessiven (im Beispiel 1 Dom. und 2 Rez.) usw. und schließlich einer den Charakter sämtlicher, also n rezessiven Eigenschaften. Die Zahlenverhältnisse dieser 2^n Phaenotypen sind die, daß unter 2^{2n} Individuen (im Beispiel $2^{2 \times 3} = 64$) 3^n (also $3^3 = 27$) sämtliche n Dominanten haben, je 3^{n-1}, $n-1$ Dominanten und 1 Rezessiv ($3^{3-1} = 9$), je 3^{n-2} $n-2$ Dominanten und 2 Rezessive ($3^{3-2} = 3$) und so weiter bis $3^0 = 1$ sämtliche Rezessive.

Es ist wohl aus der Darstellung der wichtigsten Resultate Mendels und ihrer Konsequenzen nicht nur der geniale Scharfblick dieses Forschers sichtbar geworden, sondern auch die Tatsache verständlich, wieso diese Untersuchungen bei ihrem wirklichen Bekanntwerden eine so gewaltige Wirkung auf die gesamte Biologie ausübten. Konnte man sich doch nichts Befriedigenderes vorstellen als den Gedanken, die ganzen Erblichkeitserscheinungen in ein einfaches Gesetz fassen zu können. Die außerordentliche Fülle von Tatsachenmaterial, die seitdem

bekannt geworden ist und die in ihrer durch Mendels Arbeitsmethode gekennzeichneten Gesamtheit den „Mendelismus" zu einem besonderen Wissenszweig der Biologie erhoben hat, hat so weittragende Bestätigungen des Grundgedankens der Mendelschen Gesetze gebracht, daß es heute nicht wenige Forscher gibt — und es sind gerade die erfahrensten, — die überzeugt sind, daß es überhaupt nur eine Art von Vererbung, die Mendelsche, gäbe. Wir wollen deshalb in den folgenden Vorlesungen die wichtigsten Tatsachen des Mendelismus an Hand ausgewählter Beispiele kennen lernen.

Zwölfte Vorlesung.

Die Dominanzregel. Reine, unvollständige, fluktuierende und wechselnde Dominanz. Intermediäre und Mosaikbastarde. Die Ursachen der verschiedenen Dominanzerscheinungen, ihre Erforschung im biologischen und entwicklungsmechanischen Experiment.

Die Hauptgesetze, die aus Mendels Untersuchungen folgen, sind 1. die Dominanzregel, 2. das Gesetz der Spaltung der Eigenschaften nach berechenbaren Verhältnissen, 3. die Reinheit der Gameten, aus der die Spaltungsgesetze gefolgert werden, 4. die Zusammensetzung der Organismen aus Erbeinheiten. Es wird also unsere erste Aufgabe sein, zu verfolgen, wie weit die neu gefundenen Tatsachen diese Gesetzmäßigkeiten stützen und ausführen, und so wollen wir jetzt beginnen, der Erscheinung der Dominanz unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Wir werden dabei bald erfahren, daß sie nicht ein eigentliches Gesetz darstellt, sondern eine Regel, die allerdings in sehr vielen Fällen zutrifft. Schon die alte Bastardlehre wußte ja, wie geschildert wurde, daß oft der Bastard ausschließlich die Charaktere eines der Eltern zeigt und wir sahen, daß schon Darwin versuchte, für solche Fälle eine Regel zu finden. Die neueren Bastardierungsstudien haben nun eine Fülle von Fällen echter Dominanz entdeckt, die sich auf alle erdenklichen Arten von Eigenschaften im Tier- und Pflanzenreich beziehen. Bateson, der Führer des modernen Mendelismus, füllt allein mit der Aufzählung

der Fälle viele Seiten seines berühmten Buches. Um nur einige Beispiele zu nennen, so kann es sich handeln um quantitative Charaktere: Wir sahen bereits in Mendels Versuchen hohen Wuchs über niederen bei Erbsen dominieren; umgekehrt dominiert das kurze Haar der gewöhnlichen Nagetiere (Kaninchen) über das lange Angorahaar. Oder es betrifft Formcharaktere: Wir sahen bei Mendels Erbsen runde Samen über kantige dominieren; bei Hühnern dominieren die verschiedenartigen Kammformen wie Rosen- oder Erbsenkamm über den gewöhnlichen Lappenkamm; die gewöhnlichen Federn dominieren über die seidigen der Seidenhühner; der Kurzsteiß mancher Hühnerrassen ebenso über seine normale Beschaffenheit. Oder es betrifft Farben, das am meisten bearbeitete Gebiet: Wir sahen bei Mendel gefärbte Erbsenblüten über weiße dominieren; bei den Nagetieren dominieren die verschiedenen Färbungen über das albinotische Weiß; rote Schneckenschalen dominieren über gelbe; der rote Flügelstaub der mitteleuropäischen Callimorpha über den gelben der südeuropäischen. Auch Zeichnungscharaktere kommen in Betracht: So dominieren ungebänderte Schnecken über gebänderte, die Scheckung gewisser Nagetierrassen über die Ganzfarbigkeit. Auch von physiologischen Charakteren ist entsprechendes bekannt: Rostempfänglichkeit beim Getreide dominiert über relative Umempfänglichkeit, das Traben der Pferde über den Paßgang. Pathologische Charaktere sind sehr oft dominant über normale: So die Brachydaktylie oder die Sechsfingrigkeit beim Menschen über die normale Beschaffenheit, die Kurzschwänzigkeit der Manxkatzen über das normale Verhalten, dagegen der normale Zustand des Labyrinths der Mäuse über die pathologische Veränderung, die das Tanzen bedingt. Und endlich sind auch die Instinkte nicht zu vergessen: So dominiert der Brutinstinkt der Hühner über sein Fehlen bei manchen Rassen, das absonderliche Schreien ägyptischer Hühner über die gewöhnliche Lautgebung.

Diese wenigen Beispiele mögen genügen, wir werden ja auch ohnehin noch andere kennen lernen. Es handelt sich nun zunächst darum, für die Fälle wirklicher Dominanz zu untersuchen, ob sich irgend eine Gesetzmäßigkeit dafür feststellen läßt, welche Art von Eigenschaft über eine andere dominiert. Versuche in dieser Richtung sind denn auch mehrfach

unternommen worden, ohne daß sie zu einem festen Resultat geführt hätten. So glaubte man annehmen zu dürfen, daß das phylogenetisch ältere Merkmal über das jüngere dominiere. In den meisten Fällen dürfte es allerdings schwer zu entscheiden sein, was phylogenetisch älter ist. Da aber, wo es sich feststellen läßt, wie bei den Haustierrassen oder den Schmetterlingsaberrationen, trifft die Annahme bald zu, bald nicht. Das kurze Haarkleid des wilden Kaninchens dominiert in der Tat über das Angorafell, das ein Produkt der Domestikation ist, aber umgekehrt dominiert auch die gewiß nicht phylogenetisch ältere Schwanzlosigkeit der Katzen über den normalen Zustand, oder die melanistischen Aberrationen mancher Schmetterlinge über die Normalform. Der Versuch ist also sicher undurchführbar. Etwas besser steht es mit einem anderen Versuch, der aus einer jetzt allgemein üblichen Betrachtungsweise der Allelomorphe oder Merkmalspaare hervorgegangen ist. Bateson hat vorgeschlagen, die Merkmalspaare unter dem Gesichtspunkt der presence und absence zu gruppieren, das heißt also die Annahme zu machen, daß immer das Vorhandensein einer Eigenschaft deren Fehlen gegenüberstehe. Die Allelomorphe für die Mendelsche Erbsenfarbe hießen also gelb — kein gelb (= grün), für die Fellfarbe der Nagetiere Farbe — keine Farbe (= Albino), Scheckung — keine Scheckung (= ganzfarbig), für den Kurzsteiß mancher Hühnerrassen Verhinderungsfaktor der Steißentwicklung — kein solcher Faktor (= normaler Schwanz). Es unterliegt auch keinem Zweifel, daß diese Art der Darstellung die rationellste, vor allem die praktischste ist. Wenn sie nun außerdem auch auf einer realen Grundlage beruht, so ist es klar, daß das dominante Merkmal immer das anwesende sein muß. In vielen Fällen mag in der Tat diese Anschauung auch richtig sein, wie in den angeführten Beispielen, in anderen aber trifft sie nicht zu. Wenn etwa bei Helix die ungebänderte Schale über die gebänderte dominiert, so ist das nur durch ad hoc gemachte Begriffsbestimmungen jener Annahme einzugliedern, ebenso wie bei den kurzsteißigen Hühnern. Man wird also gut tun, jene An- und Abwesenheitshypothese als vortreffliche Begriffsbestimmung zu benutzen, ohne zu glauben, daß sie eine materielle Gesetzmäßigkeit für die Dominanzerscheinung aufstelle.

Wie schwer, wenn nicht überhaupt unmöglich es sein muß, die Erscheinung einem bestimmten Gesetz unterzuordnen, geht vor allem aus den Erscheinungen hervor, die man mit Kellogg, der den Ausdruck von dem großen Pflanzenzüchter Luther Burbank übernahm, als Idiosyncrasien bezeichnet. Ein und dieselbe Eigenschaft, also etwa die Kokonfarbe des Seidenspinners, kann sich bei verschiedenartigen Kreuzungen als Dominante oder Rezessive verhalten. So ergibt die Kreuzung einer Istrianer Rasse mit goldgelbem Kokon mit einer chinesischen mit reinweißem Kokon in F_1 reine Dominanz der goldgelben. Wurden aber die gleichen Istrianer mit der Bagdadrasse gekreuzt, die ebenfalls reinweiße Kokons bildet, so war in F_1 weiß dominant. Das nennt Kellogg — und Toyama und Coutagne haben das gleiche festgestellt — Rassenidiosyncrasien. Es zeigt das eben, daß die Dominanz nicht eine absolute Eigenschaft eines Charakters ist oder sein muß, daß sie auch relativ sein kann. Entsprechende Beispiele gibt es aber auch aus anderen Tiergruppen. So beschreibt Bateson neben weißdominanten Hühnerrassen auch weißrezessive, aber auch einzelne rezessive Stücke in sonst weißdominanten Rassen, Miß Durham findet bei Mäusen einen dominanten neben einem rezessiven Scheckungsfaktor, dieselbe Blütenfarbe kann dominant oder rezessiv sein, je nachdem sie eine Chromatophorenfarbe oder Zellsaftfarbe ist. Mit der Annahme, daß es sich in solchen Fällen um ganz verschiedene Faktoren handle, deren Produkt nur gleich aussieht (man hat für weiß dominante Eigenschaften weiße Melaninpigmente herangezogen) ist ja auch nicht viel gewonnen.

Nun wurde es bisher von uns als selbstverständlich angenommen, daß da, wo Dominanz vorliegt, wirklich nur der dominante Charakter sichtbar ist. Das bedeutet also, daß der Bastard, der das dominante und das rezessive Merkmal zugleich enthält oder die Heterozygote, wie wir von jetzt ab sagen wollen, von der reinen dominanten Stammform oder Homozygote nicht äußerlich zu unterscheiden ist. (Der Begriff Homozygote bedeutet natürlich, daß ein Merkmal nur rein vorhanden ist, bezieht sich also sowohl auf dominante wie rezessive Eigenschaften. *AA*, *aa*, *AAbb*, *aabb*, *ABAB* sind alle homozygot; *Aa* dagegen ist heterozygot, *AABb* ist in der Eigenschaft *A* homozygot,

in der Eigenschaft *B* heterozygot.) Es unterliegt auch keinem Zweifel, daß das in einer genügenden Anzahl von Fällen zutrifft. Aber schon bei Fällen scheinbar reiner Dominanz soll bisweilen der geschärfte Blick des Züchters die Heterozygote von der Homozygote unterscheiden können, und Mendel selbst war sich über die Unvollkommenheit der Dominanz schon im klaren. Und daran schließen sich dann solche Fälle an, bei denen zwar äußerlich ein Unterschied nicht wahrzunehmen ist, die mikroskopische Untersuchung aber Hetero- und Homozygoten unterscheiden läßt. Von besonderem Interesse erscheinen hierfür die Befunde von Darbishire, weil sie sich auf Mendels klassischen Fall der Dominanz der runden Erbsen über kantige beziehen. Die Untersuchung der Stärkekörner der rein dominantmerkmaligen Heterozygoten-Samen zeigte nämlich, daß sie deutlich eine gemischte Beschaffenheit aus den charakteristisch differenten Größen, Formen und Strukturen der Stärkekörner der Elternpflanzen aufwiesen, sodaß mit Hilfe des Mikroskops sich Homozygoten und Heterozygoten ohne weiteres unterscheiden lassen. Wir werden dieses Ergebnis in der nächsten Vorlesung nochmals zu besprechen haben.

In nicht wenigen Fällen aber lassen sich die reinen Dominanten und die Dominantrezessiven auch schon äußerlich unterscheiden, indem letztere etwa den dominanten Charakter abgeschwächt zeigen. Besonders Correns, Davenport, Bateson haben uns mit vielen solchen Fällen bekannt gemacht. Bateson drückt dies auf Grund seiner An- und Abwesenheitslehre so aus, daß in diesen Fällen zwei Portionen des dominanten Charakters nötig sind, um ihn voll zur Ausbildung zu bringen, eine Annahme, die jedenfalls eine treffende Beschreibung der Tatsache bedeutet. So findet etwa Correns bei Kreuzung gelb- und grünblättriger Wunderblumen, daß das dominante grün in F_1 heller erscheint. Werden weiß dominante Hühnerrassen mit braunen gekreuzt, so ist F_1 weiß, die Tiere können aber im Gefieder braune Flecken aufweisen, die Dominanz ist also unrein. Und gerade aus dem Gebiete der Hühnerkreuzungen sind besonders durch Davenport eine ganze Anzahl solcher Fälle bekannt geworden. So ist die gewöhnliche Kopfform gegenüber dem Vorhandensein eines Federbuschs rezessiv, trotzdem zeigte sich aber in F_1 der Federbusch reduziert,

wie nebenstehende Figg. 84*a*, *b*, *c* zeigen. Das Fehlen der Federhose an den Schenkeln dominiert über ihr Vorhandensein, aber einige Federn finden sich doch in F_1. Ebenso dominiert das Vorhandensein einer 5. Extrazehe bei vierzehigen Hühnerrassen über ihr Fehlen, aber in F_1 findet man auch Individuen mit schlecht ausgebildeter 5. Zehe, mit einer solchen nur an einem Fuß oder gar überhaupt ganz vierzehige Tiere,

Fig. 84.
a Kopf des Minorcahuhns, *b* des polnischen Huhns, *c* des Bastards $a \times b$. Nach Davenport aus Godlewsky.

die natürlich deshalb trotzdem sich als echte Heterozygote erweisen. Um aber auch eine andere Tiergruppe heranzuziehen, so stellte Standfuss bei seinen später noch zu besprechenden Kreuzungen des Schmetterlings Aglia tau mit seinen melanistischen Aberrationen fest, daß sich bei letzteren, welche dominant sind, aufs deutlichste homozygote und heterozygote Individuen unterscheiden lassen. Nebenstehende Fig. 85

zeigt die Aglia tau ab. ferenigra in heterozygotem und homozygotem Zustand, wobei das düsterere Aussehen der letzteren zu erkennen ist.

Von diesen Fällen unvollständiger Dominanz sind dann solche nicht zu trennen, zum Teil auch schon mit besprochen, bei denen eine Fluktuation in der Erscheinung des dominierenden Merkmals zu erkennen ist. Für die Extrazehe der Hühner wurde das schon Darwin bekannte Verhalten erwähnt. Als Analogon kann noch die von Gates berichtete Kreuzung zwischen einer stummelschwänzigen Schäferhündin und einem schottischen Collie erwähnt werden, wobei in F_1 Junge mit Schwänzen verschiedener Länge auftraten. Ganz ähnlich liegt es auch bei Kreuzung kurzsteißiger Hühner mit normalen, oder schwanzloser Manxkatzen.

a *b*

Fig. 85.

Aglia tau v. ferenigra. *a* heterozygot, *b* homozygot. Photo. nach Standfußschen Originalen.

Wir werden allerdings später bei Besprechung des Falles der Vererbung der Ohrenlänge beim Kaninchen erfahren, daß derartige Resultate bei quantitativen Merkmalen auch anders erklärt werden können.

Die unvollständige und fluktuierende Dominanz kann aber schließlich auch in der denkbar extremsten Form auftreten, nämlich als Dominanzwechsel, der bald regellos, bald aber auch mit bestimmter Regelung erscheint. Als regelloser Dominanzwechsel muß das bezeichnet werden, was Kellogg nach seinen Seidenraupenkreuzungen als individuelle Idiosynkrasie im Gegensatz zu der schon erwähnten Rassenidiosynkrasie bezeichnet. Ein Beispiel aus seinen Zuchtlisten erläutere dies. Bei einer Kreuzung von einem Männchen der reinen Bagdadrasse mit weißem

Kokon mit einem Italienerweibchen mit salmfarbigem Kokon hatte F_1 lauter salmfarbige Kokons. Bei einer anderen Kreuzung zwischen einem Italienermännchen (salmfarbig) und Bagdadweibchen (weiß) hatte F_1 lauter weiße Kokons. Bei einem anderen Versuch von genau der gleichen Beschaffenheit wie der erstere hatten aber alle F_1 auch weiße Kokons. Es ist also eine bestimmte Regel nicht ersichtlich, wann weiß oder salmfarbig dominiert. Als unregelmäßiger Dominanzwechsel muß es aber auch bezeichnet werden, wenn in F_1 ein Teil der Individuen die rezessive Eigenschaft zeigen. Kellogg findet solche Fälle bei seinen Seidenraupen, ebenso Davenport bei den verschiedenartigsten Hühnermerkmalen: so ist der Besitz eines Kammes dominant über sein Fehlen, aber in 5—10% der F_1-Tiere kann er ganz fehlen. Bei anderen Charakteren, wie Extrazehe, kann der Prozentsatz der auftretenden Rezessiven auf 20% steigen, ja sogar auf 50%, wie in Kelloggs Fällen oder dem Vorhandensein eines Nasenlappens bei Hühnern. Es ist das aber nicht etwa, wie man glauben könnte, eine Spaltung in F_1, denn die rezessivmerkmaligen Individuen erweisen sich bei Weiterzucht in F_2 trotzdem als echte Heterozygoten.

Eine Regelmäßigkeit scheint dagegen in solchen Fällen vorzuliegen, wo entweder die Dominanz während des individuellen Lebens wechselt, oder wo sie je nach der Richtung der Kreuzung wechselt. Wenn Lang zum Beispiel berichtet, daß bei Kreuzung roter und gelber Schnecken in den ersten Schalenumgängen der jungen Tiere gelb dominiert, um dann später durch rote Windungen abgelöst zu werden, oder wenn Giard berichtet, daß bei Vogelkreuzungen oft das junge Tier sich mehr dem einen, das erwachsene dem anderen der Eltern nähert, so sind das in der Tat Illustrationen dieser Erscheinung. Ebenso tritt sie in einigen der mehrfach erwähnten Davenportschen Hühnerkreuzungen hervor. Das Weiß der Leghornrasse ist dominant über schwarz, aber das Gefieder junger Hühner kann aus beiden Farben gemischt sein und geht erst bei den Mauserungen in weiß über. Für Dominanzwechsel nach der Richtung der Kreuzung sei aber nur der Befund Kammerers angeführt, der sich auf die früher ausführlich besprochenen Geburtshelferkröten bezieht, denen künstlich der Brutpflegeinstinkt abgewöhnt war und die diese erworbene Eigenschaft vererbten. Er gibt nun an, daß

bei Paarung eines normalen Männchens mit einem künstlich entwöhnten Weibchen die Nachkommenschaft F_1 normal war, bei der reziproken Kreuzung dagegen nicht brutpflegend, sodaß also in diesem Fall immer die Eigenschaft des Vaters dominant war. Besonders aus der älteren Bastardierungslitteratur ließen sich dem noch manche Fälle zufügen, die für die gelegentliche Dominanz eines Geschlechts (geschlechtliche Präpotenz) bei reziproken Kreuzungen sprechen.

Diesen Fällen von reiner, unvollständiger, fluktuierender oder wechselnder Dominanz stehen nun solche gegenüber, bei denen von Dominanz überhaupt nicht die Rede sein kann, sondern typischerweise in F_1 eine Vermischung der beiden elterlichen Charaktere stattfindet, sodaß eine Zwischenform, ein intermediärer Bastard entsteht. Es gibt auch für diese Form des Verhaltens genügend Beispiele aus beiden Organismenreichen. Als besonders instruktiv ist ja der von Correns berichtete Fall bekannt, daß bei Kreuzung der weißblühenden Wunderblume Mirabilis Jalapa mit einer rotblühenden F_1 rosa blüht. Ganz das entsprechende stellt sich dar, wenn Hühner, die weiße Eier legen, gekreuzt werden mit solchen, die braune legen; der Bastard legt nach Batesons Studien intermediäre. Ganz besonders häufig findet sich dies rein intermediäre Verhalten aber bei meristischen Merkmalen, also solchen, die Größenverhältnisse betreffen. Hohes und niederes Nasenloch bei Hühnern gibt in F_1 ein mittleres, hoch- und niederstengliger Mais mittlere Pflanzen, einfache und zusammengesetzte Stärkekörner, wie wir schon für die Erbsen sahen, schwach zusammengesetzte, lang- und kurzohrige Kaninchen solche mit mittleren Ohren. Wie wenig sich dabei sagen läßt, wann in F_1 Dominanz und wann ein intermediäres Verhalten zu erwarten ist, geht besonders aus einigen tierischen Beispielen hervor. Wenn Tower seine so oft erwähnten Mutanten der Leptinotarsa mit der Stammform kreuzte, so trat, wenn diese decemlineata war, Dominanz von deren Charakteren gegenüber denen der Mutante ein. Wurde aber die Stammform multitaeniata mit ihrer Aberration rubicunda gekreuzt, so war F_1 rein intermediär. Lang fand sogar bei ein und derselben Kreuzung zwischen Helix hortensis und nemoralis, daß einige Charaktere reine Dominanz zeigten, oder wie man sich auch ausdrückt, sich alternativ vererbten, andere aber

intermediär erschienen. Dieser Fall wird uns aber noch in anderem Zusammenhang begegnen. Eine entsprechende Differenz kann sogar in einem Zusammenhang mit dem Geschlecht stehen. Kreuzten Pearl und Surface die zwei Hühnerrassen Cornish Indian Game × Barred Plymouth Rock, so trat in Bezug auf die Körpergröße bei den Männchen reine Dominanz nach ersterem der Eltern ein, bei den Weibchen ein intermediäres Verhalten. Wir sehen hier, wie schon einmal, Beziehungen zwischen Geschlecht und Vererbung, die uns später noch ausführlich beschäftigen werden.

Fig. 86.
a Callimorpha dominula mit roter Zeichnung der Hinterflügel. *b* ab. donna mit gelben Flecken. *c* Bastard aus beiden mit roten Flecken von (fluktuierend) intermediärer Ausdehnung.

Natürlich kann sich aber auch alternative und intermediäre Vererbung in F_1 kombinieren, wie nebenstehende Fig. 86 illustriert. Sie bezieht sich auf eine Kreuzung des Schmetterlings Callimorpha dominula mit der südlichen Aberration donna. Die Fleckenzeichnung des Hinterflügels ist bei ersterer rot, letzterer gelb, außerdem bei ersterer einen großen Teil des Flügels bedeckend, bei letzterer auf wenige Flecke reduziert. In F_1 dominiert rot über gelb (heterozygotes rot ist allerdings gelblicher als homozygotes), die Ausdehnung der roten Flecken ist aber intermediär.

Als besonders merkwürdige Fälle einer echt intermediären Vererbung müssen schließlich die sonderbaren Mosaikbastarde erwähnt werden, bei denen sich die beiden elterlichen Charaktere nicht mischen, sondern nebeneinander auftreten. Solche Mosaikbastarde kommen gelegentlich bei Bastardierungen mit echter Dominanz in einigen Exemplaren vor. Werden etwa schwarze und weiße Nonnen, von denen auch schon öfters die Rede war, gekreuzt, so erscheinen unter anderem Mosaikbastarde mit schachbrettartigen weißen Zeichnungen auf dem schwarzen Flügel in verschiedener Ausdehnung. Ein solcher mit nur wenigen

Fig. 87.
Mosaikbastard zwischen schwarzer und weißer Nonne mit wenigen weißen Mosaikflecken.

Fig. 88.
Gesprenkelter Mosaikbastard zwischen den Eltern Fig. 89 u. 90. Nach Davenport aus Godlewsky.

Fig. 89.
Weißer Hahn. Vater des Mosaikbastards Fig. 88. Nach Davenport aus Godlewsky.

weißen Stellen ist in Fig. 87 reproduziert. Außer diesen abnormen Mosaikbastarden gibt es aber auch Fälle, in denen F_1 typisch den Charakter eines Mosaiks in mehr oder minder großem Prozentsatz zeigt. So ergaben Kreuzungen von weißen und schwarzen Leghornhühnern entweder weiße mit schwarzen Flecken, oder schwarz und weiß geflitterte oder solche, deren Sprenkelung so fein ist, daß ein gleichmäßiges blau erscheint. Fig. 88 zeigt einen derartigen gesprenkelten Bastard, dessen Eltern in Fig. 89, 90 ebenfalls dargestellt sind. Endlich gibt es noch Fälle, in denen F_1 typisch nur einen

Fig. 90.
Schwarze Henne. Mutter des Mosaikbastards Fig. 88. Nach Davenport aus Godlewsky.

Mosaikcharakter zeigt. Der bekannteste ist der der blauen Andalusierhühner, deren blaue Farbe auf einem äußerst feinen Mosaik von schwarz und weiß beruht. Es ist nun bekannt, daß diese Hühner nicht als reine Rasse Bestand haben, und das hat sich so erklärt, daß sie Mosaikbastarde zwischen schwarzen und weißen Rassen darstellen. Auch für die Mosaikbastarde kennt man bei Hühnern Fälle, die schon Darwin berichtete, daß die Mosaikbildung auf ein Geschlecht begrenzt ist. Wir werden ihnen später wieder begegnen.

Es erhebt sich nun die Frage, ob sich für all diese Verschiedenheiten der Dominanzerscheinungen eine Erklärung finden läßt. Ein Weg dazu wäre eine Vorstellung abzuleiten aus den allgemeinen mendelistischen Anschauungen über die Allelomorphe. Wir haben bereits gesehen, daß Bateson in seiner presence- und absence-Theorie ihn zu gehen sucht. Ist es richtig, daß immer nur die Anwesenheit eines Merkmals über sein Fehlen dominiert, dann ergibt sich folgende Erklärung: Ist der betreffende Charakter der Art, daß er auch in der Hälfte der Masse, die die reine, homozygote Form besitzt, schon genügend zur Wirkung kommt, dann liegt reine Dominanz vor. Oder er ist nicht so stark, hat nicht solche „Durchschlagskraft", dann erscheint er in der Heterozygote mit nur halber Dosis abgeschwächt, die Dominanz ist unrein. Oder aber seine Durchschlagskraft oder Potenz, wie Davenport sagt, ist individueller Variation unterworfen, dann erscheint eine fluktuierende Dominanz, und wenn sie gelegentlich ganz versagt, so spricht man von Wechsel der Dominanz, obwohl es sich nur um fehlende Sichtbarkeit des positiven Faktors handelt: etwas nicht vorhandenes, wie es die rezessive Eigenschaft unter diesem Gesichtswinkel ist, kann ja nicht dominant d. h. anwesend sein. Wie unter dieser Auffassungsweise ein absonderlicher Fall sich ausnimmt, mag folgender Versuch Davenports illustrieren: Er kaufte 2 schwanzlose Hähne, *A* und *B*, von denen es hieß, daß *B* der Sohn von *A* sei. *A* wurde mit geschwänzten Hennen gepaart und die Nachkommenschaft war geschwänzt. Im nächsten Jahr wurden die Bastarde untereinander und die Weibchen mit ihrem Vater gekreuzt. Wenn die Schwanzlosigkeit rezessiv wäre, müßten $^1/_2$ der Nachkommenschaft ersterer Kreuzung und $^1/_4$ der zweiten schwanzlos sein. In Wirklichkeit waren alle geschwänzt.

Wurde nun aber der 2. schwanzlose Hahn mit den Bastarden gekreuzt, so war die Hälfte der Nachkommenschaft schwanzlos. Die Erklärung findet nun Davenport unter obigem Gesichtswinkel folgendermaßen: Der Verhinderungsfaktor für Schwanzwachstum ist dominant über sein Fehlen. Beim Hahn *A* war er aber so impotent, daß er weder bei der heterozygoten noch der homozygoten Nachkommenschaft sich durchsetzen konnte, während er bei *B* genügend potent war. Man bemerkt die Ähnlichkeit dieser Erklärung mit einem Teil der alten, so viel bekämpften Individualpotenz der Tierzüchter. Daß die ganze Betrachtungsweise aber sehr befriedige, kann man wohl nicht sagen.

Aus dieser kurzen Auswahl des auf die Dominanzerscheinungen bezüglichen Materials geht wohl zur Genüge hervor, daß bei aller Bedeutung, die ihnen zukommt, von einer Gesetzmäßigkeit wohl nicht die Rede sein kann. Offensichtlich handelt es sich da um eine Erscheinung, die in hohem Grade labil ist und deren Zustandekommen in dieser oder jener typischen oder atypischen Form von Faktoren unbekannter Natur bedingt ist. Sie festzustellen ist natürlich eine Aufgabe weiterer experimenteller Forschung. Die ersten Schritte, die im biologischen Experiment in dieser Richtung durch Tower gemacht wurden, haben denn auch bereits zu höchst bedeutsamen Resultaten geführt. Tower führte Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten des Coloradokäfers durch und kombinierte nun diese Bastardierungen mit experimenteller Beeinflussung durch äußere Faktoren wie Temperatur und Feuchtigkeit, die während der Befruchtungsvorgänge einwirkten. Es gelang ihm dabei bei ein und derselben Art von Kreuzung zwischen genotypisch durchaus identischen Tieren das verschiedenartigste Verhalten zu erzielen. Wurde Leptinotarsa undecimlineata ♀ × L. signaticollis ♂ gekreuzt und zwar bei 75° Fahrenheit und 80—90% Feuchtigkeit, so war F_1 rein intermediär. Die gleiche Kreuzung bei 89—95° und 84—100% Feuchtigkeit ergab in F_1 Dominanz des reinen mütterlichen Typus. Dieselbe Kreuzung bei 80—105° und 70—85% Feuchtigkeit ergab aber in F_1 die sämtlichen Übergänge zwischen väterlichem und mütterlichem Typus. Bei einem anderen Versuch mit 75,6° Durchschnittstemperatur und 77,11% durchschnittlicher Feuchtigkeit hatte in F_1 die Hälfte der Individuen genau den mütterlichen

Typus, die andere Hälfte aber war intermediär. Endlich, das merkwürdigste Resultat von allen: bei einer Kreuzung, die bei einer zwischen 59 und 98° schwankenden Temperatur und einer Feuchtigkeit zwischen 40 und 95% vorgenommen wurde, erschien in F_1 der väterliche, der mütterliche und ein intermediärer Typus. Es war also gelungen, bei ein und derselben Kreuzung — zum Teil wurden sogar die gleichen Eltern zu verschiedenen Experimenten mit typischem Erfolg benutzt — durch wechselnde äußere Bedingungen, indermediäre Vererbung, reine

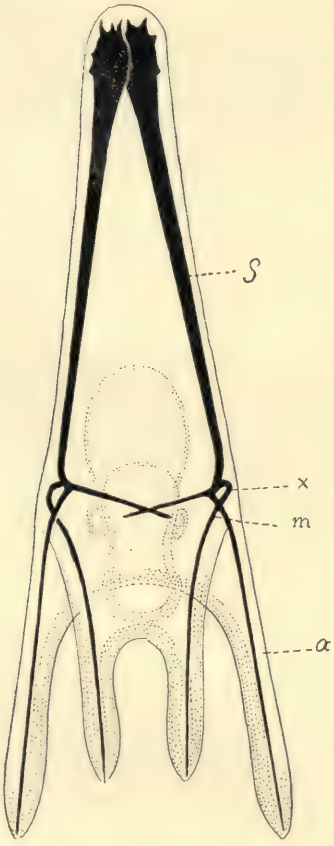


Fig. 91.
Pluteuslarve von Echinus microtuberculatus von vorn mit typischem Skelett. Nach Boveri aus Godlewsky.

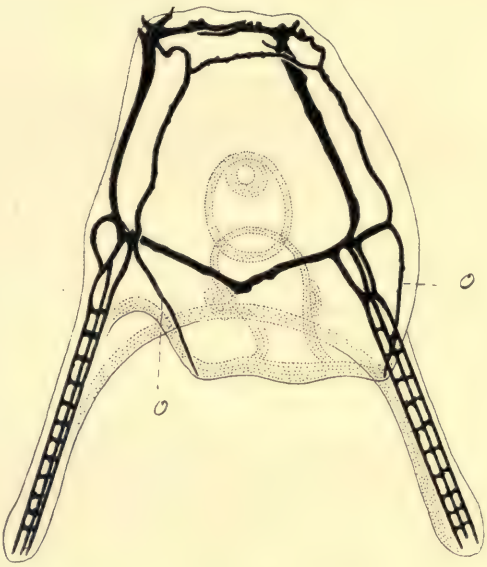


Fig. 92.
Pluteus von Sphaerechinus granularis von vorn. Nach Boveri aus Godlewsky.

und fluktuierende Dominanz, Dominanzwechsel und Kombinationen der verschiedenen Formen hervorzurufen. Hand in Hand mit diesen Resultaten gingen auch noch Besonderheiten der Spaltungserscheinungen, die wir später kennen lernen werden. Zweifellos sind diese

Versuche ein sehr vielversprechender Anfang, auf exaktem Weg in die Ursachen der Gestaltung der F_1 Generation einzudringen. In größerem Maßstabe sind Versuche zur Klärung der Dominanzfrage aber bisher nur auf anderem Wege angestellt worden, nämlich im entwicklungsphysiologischen Experiment. Allen diesen Versuchen haften allerdings von vornherein zwei Schwierigkeiten an: Während die Mendelexperimente fast ausschließlich sich auf sehr naheverwandte Tierrassen beziehen, arbeiten jene Versuche mit Vertretern oft recht weit auseinanderstehender Arten, ja Gattungen, Familien und Ordnungen. Die Resultate sind also nicht ohne weiteres zu vergleichen. Sodann beziehen sich die Ergebnisse nicht auf ausgewachsene Tiere, sondern Larvenstadien, die ja spezifische Anpassungsformen an die Lebensweise darstellen. Da derartige embryonale Charaktere aber in sehr verschiedenartigen Beziehungen vor allem zu dem gegebenen stofflichen Substrat der Entwicklung stehen, ist es sehr gefährlich, das hier gefundene ohne weiteres auf die Dominanzerscheinungen in Mendelfällen zu beziehen. Trotzdem sind die Versuche von größtem Interesse und versprechen zweifellos noch mancherlei Aufklärung.

Fig. 93.
Intermediärer Bastard Echinus ♂ × Sphaerechinus ♀ von der Seite. Nach Boveri aus Godlewsky.

Die wesentlichen dieser Experimente benutzen als Material ausschließlich die Larven der Echinodermen, vor allem der verschiedenen Seeigelarten, des klassischen Objekts der Entwicklungsphysiologie. Sie basieren alle einmal auf den Bastardbefruchtungsversuchen von O. und R. Hertwig, sodann auf Boveris berühmten Experimenten über die Bastardbefruchtung kernloser Eifragmente. Das Hauptmerkmal, nach dem das Resultat bemessen wird, ist der Bau des Skeletts der Pluteuslarve, welcher für die einzelnen Formen typisch different ist, und es handelt sich nun um die Frage, wie das Skelett der Bastardlarven

im Verhältnis zu dem der Eltern normalerweise gebaut ist und wie weit sich der Bastardcharakter experimentell beeinflussen läßt. Die Art der verwendeten Charaktere sei durch die nebenstehenden Figg. 91—95 klargelegt, die die Elternlarven und die möglichen Haupttypen des Bastards bei dem wichtigsten Objekt, der Echinus—Sphaerechinuskreuzung zeigen. Fig. 91 zeigt das charakteristische Skelett von vorne, ausgezeichnet durch die einfache Gestaltung des Scheitelstabs *S* und des Analstabs *a*. Fig. 92 zeigt die aus mehreren gegitterten Längs-

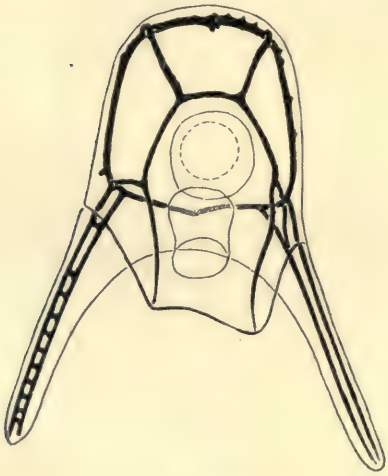


Fig. 94.
Matrokliner Bastard der Kreuzung wie in Fig. 93. Nach Herbst aus Godlewsky.

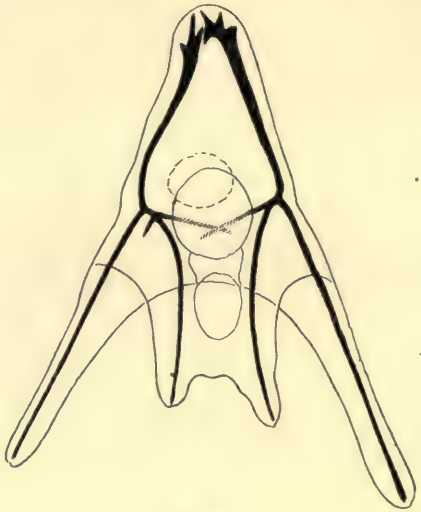


Fig. 95.
Patrokline Bastardlarve der Kreuzung wie in Fig. 93. Nach Herbst aus Godlewsky.

stäben zusammengesetzten Analstäbe von Sphaerechinus und die hirschgeweihförmigen Scheitelstäbe. Fig. 93 gibt, diesmal von der Seite gesehen, einen richtig intermediären Bastard zwischen beiden wieder, Fig. 94 einen matroklinen Bastard von nahezu Sphaerechinustypus und Fig. 95 einen patroklinen nahezu Echinustypus zeigenden aus der gleichen Kreuzung. Wenn wir nun die vorliegenden Tatsachen betrachten, so zeigt es sich, daß zwei völlig verschiedene Typen des Verhaltens der Charaktere im Bastard bei verschiedenartigen Kreuzungen zu unterscheiden sind. Bei dem einen Typus ist der Bastard inter-

mediär und zwar mit allen Übergängen von dem reinen väterlichen bis zum reinen mütterlichen Charakter. Bei dem anderen Typus besitzt der Bastard aber ausschließlich mütterliche Charaktere. Letzteren Fall nun können wir sogleich als für unser Problem irrelevant ausscheiden. Es hat sich nämlich, vor allem durch die Untersuchungen von Kupelwieser, Baltzer, Godlewsky gezeigt, daß in den meisten Fällen es sich hier gar nicht um eine alternative Vererbung mit mütterlicher Dominanz handelt, sondern um etwas, was viel mehr einer Parthenogenese als einer Bastardierung gleicht. Je nach der Art der ausgeführten Kreuzung nimmt nämlich die Substanz des Spermakerns von Anfang an gar nicht an der Entwicklung teil, oder es nimmt nur ein Teil seiner Chromosomen daran teil, oder sie nimmt eine Zeit lang daran teil, um später eliminiert zu werden, wie Baltzer zeigte. Da wir nun in den Chromosomen die Träger der Vererbung sehen, wie in der ersten Vorlesung besprochen wurde, eine Annahme, deren Begründung sicher noch immer auf den sichersten Füßen steht, so ist eine Entwicklung ohne väterliche Chromosomen keine Bastardentwicklung, sondern eine Art Parthenogenese. Könnte man von einem solchen Bastard F_2 ziehen, so könnte er natürlich nicht spalten. Es bleiben also für den Vergleich mit der Mendelschen Dominanz nur jene Seeigelbastardierungen, bei denen nachgewiesenermaßen eine richtige Befruchtung und normales Verhalten der väterlichen Elemente statthat, wofür die typische Kreuzung die oben abgebildete Sphaerechinus ♀ × Echinus ♂ darstellt. Merkwürdigerweise gehört die reziproke Kreuzung dem anderen Typus an, indem nach Elimination der meisten väterlichen Chromosomen der rein mütterliche Typus erscheint.

Es ist also eine Tatsache, daß bei der Kreuzung Sphaerechinus ♀ × Echinus ♂ wie anderer analoger Fälle die Bastardlarve, wie Boveri zuerst feststellte, meist gemischte Charaktere aufweist, daneben aber matrokline und patrokline Formen auftreten, und wie Seeliger und Steinrück zeigten, auch Larven von rein väterlichem Typus. Es fragt sich nun, ob dieser Ausfall experimentell zu beeinflussen ist, somit eine Verschiebung der Vererbungsrichtung resp. ein Übergang von intermediärer zu alternativer Vererbung sich erzwingen läßt. Daß das der Fall ist, kann denn auch in keiner Weise bezweifelt werden, wenn auch

die Ursachen durchaus noch nicht als geklärt betrachtet werden können. Zunächst könnten äußere Ursachen dafür verantwortlich zu machen sein. Vernon, der die ersten planmäßigen Versuche ausführte, fand, daß in den Sommermonaten die Bastarde mehr nach der Mutter, im Herbst und Winter mehr nach dem Vater schlugen. Der Verdacht, daß es sich dabei um Temperaturunterschiede handelt, wurde von Doncaster bestätigt, der durch Temperaturversuche den entsprechenden Effekt erzielen konnte. Von anderer Seite wird allerdings dann Temperatur und Jahreszeit nur als Begleiterscheinung der eigentlich maßgebenden Faktoren chemischer Natur betrachtet. Tennent gibt nämlich an, daß bei Kreuzung von Hipponoe × Toxopneustes die Alkalinität des Wassers für den Erfolg entscheidend sei, indem eine höhere Konzentration der OHJonen Dominanz von Hipponoe, eine niedere aber die von Toxopneustes bedingt.

Nach den auf breiter Basis durchgeführten Experimenten Herbsts scheint es aber, daß der Einfluß der äußeren Faktoren nur ein sehr geringer ist, vielmehr innere Faktoren die Hauptrolle spielen. Als solche betrachtet Herbst quantitative Verhältnisse zwischen der Menge der Kernsubstanz des mütterlichen und väterlichen Kerns. Tatsächlich gelang es ihm, eine Verschiebung der Vererbungsrichtung zu den normalerweise nicht auftretenden rein mütterlichen Larven dadurch zu erzielen, daß er den Eiern vor der Bastardbefruchtung einen Anstoß zur künstlichen Parthenogenese gab, wobei solche quantitative Verschiebungen statthaben sollen. Wenn auch das tatsächliche Ergebnis, die Möglichkeit der Verschiebung der Vererbungsrichtung, feststeht, so ist die Erklärung aus kernquantitativen Verhältnissen doch nicht unangefochten. Wie dem auch sei, eines geht jedenfalls aus der Gesamtheit der Untersuchungen hervor, daß erstens die Vererbungsrichtung beeinflußbar ist und zweitens, daß ihre Beeinflußbarkeit ein eigentlich celluläres Problem ist. Ob aus diesen Studien bereits Schlüsse auf die Mendelsche Dominanzerscheinung gezogen werden dürfen, erscheint allerdings fraglich, da die Identität beider Erscheinungen noch nicht feststeht. Sicher aber zeigen jene entwicklungsphysiologischen Versuche einen Weg, auf dem vielleicht auch die biologischen Erscheinungen weiter analysiert werden können. Denn daß die Dominanz eine

fließende und verschiebbare Erscheinung ist, kann nach allem Vorausgegangenen keinem Zweifel unterliegen. Sie völlig in die Hand des Experimentators zu bekommen, ist das in weiter Ferne winkende Ziel.

Dreizehnte Vorlesung.

Das Spaltungsgesetz. Einfache Fälle von Mono- und Dihybridismus.

Wenn sich nach dem, was wir in der letzten Vorlesung erfahren haben, die Dominanz- oder Prävalenzregel zwar als eine sehr bedeutungsvolle Erscheinung erwies, nicht aber als eine Gesetzmäßigkeit von ausschließendem Charakter, so kommen wir nunmehr zu der eigentlichen Haupterscheinung des Mendelismus, dem Spaltungsgesetz, das sich in der Tat als ein Gesetz von ganz überraschender Gültigkeitsbreite erwies. Nichts kann so sehr seine hohe Bedeutung illustrieren wie die Tatsache, daß sich nach Mendelscher Analyse eines Vererbungsfalles mit absoluter Genauigkeit das Resultat irgend einer Kreuzung innerhalb der gleichen Merkmalsserie voraussagen läßt und zwar, wie wir sehen werden, Resultate, die sich sonst in keiner Weise erwarten ließen. Seit der Wiederentdeckung Mendels ist denn auch gerade in diesem Punkt eine ganz außerordentliche Fülle von Tatsachenmaterial zu Tage gefördert worden, so reich, daß es bereits durch Bateson seine eigene Darstellung in Buchform erfahren konnte. Wenn wir uns nun einen Überblick über dieses Material verschaffen wollen, so geschieht dies am Besten wohl in der Weise, daß wir an Hand einzelner ausgewählter Beispiele uns die verschiedenen Arten der Spaltung vom einfachen zum komplizierteren fortschreitend vor Augen führen und dabei, ohne in Betrachtung aller Spezialfälle und noch ungeklärter Einzelheiten einzutreten, uns gewissermaßen das Gerippe des Mendelismus oder richtiger seines Kardinalpunktes, des Spaltungsgesetzes, herausarbeiten.

Wenn man mit Hilfe der Bastardierung die Eigenschaften eines Organismus und ihr erbliches Verhalten analysiert, so muß man sich

von vornherein darüber klar sein, daß eine solche Analyse nur eine relative sein kann. Ein direkt an Mendel anknüpfendes Beispiel vermag das am Besten zu illustrieren. Mendel untersuchte, wie wir sahen, das erbliche Verhalten eines Einheitscharakters seiner Erbsen, die runde oder kantige Form. Darbishire konnte nun zeigen, daß dieser Charakter mit der Anwesenheit einer ganzen Reihe selbständiger Erbfaktoren verknüpft ist. Einmal spielt, wie auch äußerlich sichtbar, die Samenschale eine Rolle. Sodann sind aber auch die Stärkekörner typisch verschieden und zwar in zwei verschiedenen Beziehungen, die wohl selbständig vererbt werden. Bei der runden Erbse sind sie nämlich groß, kartoffelförmig und einfach, bei der kantigen klein, rund und zusammengesetzt. Der Bastard F_1 enthält aber große, runde, einfache und zusammengesetzte. Außerdem haben die runden Samen eine geringere Absorptionsfähigkeit für Wasser als die kantigen und auch hierin ist F_1 intermediär. Es besteht also möglicherweise der eine sichtbare Charakter aus 5 differenten, die in ihrem gesamten Verhalten sich nicht von dem einer einzelnen Erbeinheit unterscheiden. Die Analyse der Erbeinheiten ist also jeweilig eine relative; wir werden das später noch öfters erfahren. Aber auch solche Relativität ist an sich eine für den Mendelismus bedeutungsvolle Tatsache. Wenn, wie wir schon sahen, eine jede Eigenschaft sich selbständig und stets nach dem gleichen Gesetz vererbt, so muß die Summe einer Anzahl von Eigenschaften, die als solche unanalysiert eine Einheit höherer Ordnung bilden, sich ja ebenso verhalten, wie die letzte isolierbare Einzeleigenschaft. Da eine Grenze der Analyse einer scheinbaren Einheitseigenschaft nicht denkbar ist, so bleibt solchen Studien wohl dauernd der Charakter der Relativität erhalten.

Wenn wir uns also nunmehr der Betrachtung der Mendelspaltung zuwenden, so wird es wohl nicht nötig sein für jeden Einzelfall auszuführen, durch welche verschiedenartigen Kreuzungen und Rückkreuzungen die betreffenden Forscher die Richtigkeit ihrer Resultate und Interpretationen feststellten, die ja nur dann erwiesen ist, wenn das Resultat einer jeden mit dem betreffenden Material ausgeführten Paarung die vorausberechenbaren Werte zeigt. Die Methode, wie das zu geschehen hat, geht ja ganz selbstverständlich aus Mendels eigenen Versuchen hervor,

die wir deshalb so ausführlich besprochen haben. Uns mag daher in den meisten Fällen die Feststellung des Endresultats genügen. An der Spitze unserer Betrachtung müssen natürlich zunächst die einfachen Mendelfälle stehen, die sich ohne weiteres aus Mendels eigenen Ergebnissen erklären und die uns nur ein paar mögliche Varianten nebst den praktischen Zahlenkonsequenzen vor Augen führen sollen. Stellen wir zunächst dem einfachen Mendelschen Monohybridenfall auch ein Beispiel aus dem Tierreich zur Seite, Langs Kreuzungen von Varietäten der Helix hortensis.

Wir haben schon früher erfahren, daß diese Schnecke in der Zeichnung ihrer Schale stark variiert und daß unter anderem als erbliche Rassen sich gelbe ungebänderte Formen und gelbe mit 5 schwarzen Bändern finden. Diese wurden dann miteinander bastardiert. Die Versuche sind dadurch besonders schwierig, daß die Schnecken Zwitter sind. Nun kommt, was zuerst festgestellt werden mußte, Selbstbefruchtung zwar in der Regel nicht vor, wenn es auch ausnahmsweise der Fall sein soll. Aber nach der Befruchtung wird das Sperma jahrelang im Receptaculum seminis aufbewahrt, sodaß nur mit isoliert aus dem Ei gezogenen Individuen gearbeitet werden kann. Diese erlangen aber erst nach 2 bis 4 Jahren die Geschlechtsreife. Die Kreuzung ergab nun in F_1 Dominanz der ungebänderten Individuen (Fig. 96). In einem Versuch z. B. bestand F_1 aus 107 ausschließlich ungebänderten Tieren. F_2 aber spaltete nach Inzucht erwartungsgemäß in $^3/_4$ ungebänderte und $^1/_4$ gebänderte: Die wirklichen Zahlen eines Versuchs sind 31 ungebänderte : 10 gebänderte. Nach dem oben entwickelten muß für diese F_2-Formen nun die Formel sein $AA : Aa : aA : aa$. Die gebänderten sind natürlich die rezessiven *aa*, die rein weiterzüchten müssen. Die $^3/_4$ dominantmerkmaligen müssen aber aus $^1/_3$ reinen Dominanten und $^2/_3$ Dominantrezessiven bestehen, die hier bei völliger Dominanz äußerlich nicht unterscheidbar sind. Bei selbstbefruchtenden Pflanzen trennt nun selbstverständlich die isolierte Weiterzucht in F_3 die reinen Dominanten und die weiter spaltenden Dominantrezessiven leicht voneinander. Bei Tieren mit Wechselbefruchtung ist die Analyse schwieriger. Werden die dominantmerkmaligen Individuen mit einander gepaart, so sind natürlich folgende Möglichkeiten gegeben: 1. Man hat zufällig 2 reine

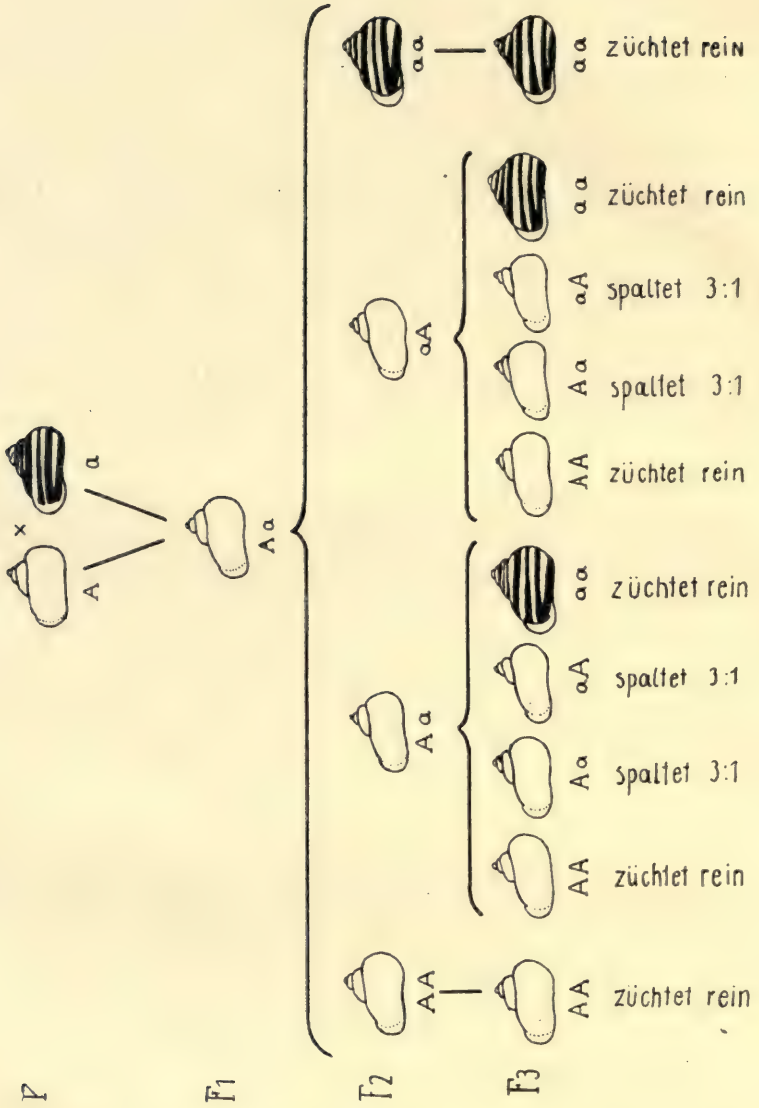


Fig. 96.
Schematische Darstellung der Ergebnisse von Langs Kreuzung ungebänderter und gebänderter Varietäten von Helix hortensis.

Dominanten *AA* herausgegriffen, dann bleibt natürlich auch die Nachkommenschaft rein. 2. Man hat, was viel häufiger stattfinden wird, zwei Heterozygoten, die Dominantrezessiven *Aa* oder *aA* erhalten, dann muß natürlich die Nachkommenschaft wieder im Verhältnis von 3 : 1 spalten, denn es ist ja genau das gleiche, wie es die Fortpflanzung der Bastarde von F_1 war. 3. Man erhielt zufällig eine reine Dominante *AA* und eine Heterozygote *Aa*. Es muß dann sich genau das gleiche ereignen, als wenn der Bastard von F_1 *Aa* mit seinem dominanten Elter *A* gekreuzt würde, also das gleiche wie bei einer Rückkreuzung. Deren Resultat ergibt sich ohne Weiteres, wenn wir uns die Gameten wieder klar machen: *AA* bildet nur Gameten *A*, *Aa* bildet Gameten *A* und *a*. Es sind also die Gametenvereinigungen möglich

AA *Aa* *AA* *Aa*

Das heißt, die Hälfte der Nachkommen muß sein *AA*, also rein ungebändert, die andere Hälfte *Aa*, also heterozygot, aber auch ungebändert aussehend. Die Nachkommen der 3. Möglichkeit wären also alle ungebändert, wie die der ersten, aber die Hälfte von ihnen wären heterozygot, wie die nächste Generation nun wieder erweisen würde. Lang erzielte nun in der Tat bei seinen Versuchen diese erwarteten Resultate in annähernd den richtigen Zahlenverhältnissen.

Wir haben in der vorigen Vorlesung erfahren, daß in sehr vielen Fällen der Bastard in F_1 einen intermediären Charakter zeigt. Wenn das der Fall ist, muß natürlich bei der Spaltung in F_2 der Unterschied zwischen den reinen Dominanten und den Heterozygoten deutlich in Erscheinung treten, die Spaltung muß stattfinden in $^1/_4$ dominantmerkmalige, $^2/_4$ intermediäre und $^1/_4$ rezessive. Nur die intermediären würden dann in F_3 weiterspalten. Als besonders instruktive Illustration möge nebenstehende Fig. 97 dienen, die Lock im Anschluß an Punnett publizierte. Sie zeigt in der ersten Reihe die Blüten der beiden Primeln Primula sinensis und stellata, in der zweiten Reihe den intermediären Bastard, auch P. pyramidalis genannt. Die dritte Reihe gibt die Spaltung in F_2 wieder in $^1/_4$ sinensis, $^2/_4$ pyramidalis, $^1/_4$ stellata. Ein ebenso charakteristischer zoologischer Fall wurde auch bereits erwähnt, der Fall der Farbe der Andalusier- und Bredahühner. Diese von den Züchtern blau genannten Formen sind nie in Reinzucht zu

halten und das kommt daher, daß sie intermediäre Bastarde zwischen einer schwarzen und einer schmutzig-weißen Rasse darstellen. Danach müssen sie, wenn miteinander gepaart, spalten in $^1/_4$ schwarze, $^2/_4$ blaue, $^1/_4$ schmutzigweiße. Das ist in der Tat der Fall: Bateson und seine Mitarbeiter fanden als Resultat 41 schwarze : 78 blaue : 39 weiße.

Schließen wir nun an diese Fälle Mendelscher Monohybriden einen solchen eines Dihybridismus an. Für Pflanzen haben wir ja schon ein Beispiel in Mendels eigenen Studien kennen gelernt. Als einen be-

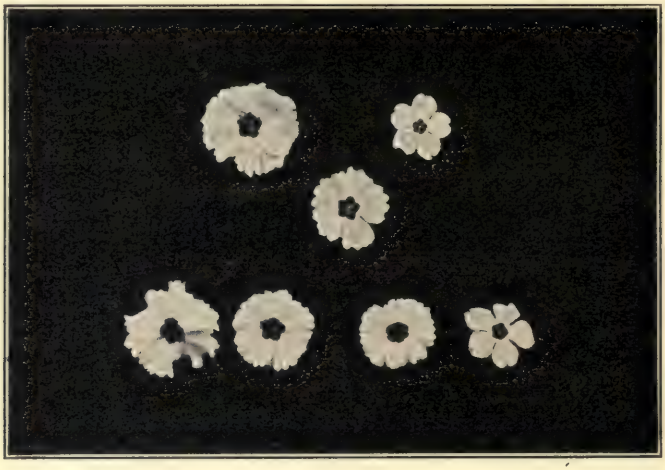


Fig. 97.
Kreuzung von Primula sinensis × stellata (1. Reihe). In der 2. Reihe der intermediäre F_1 Bastard P. pyramidalis. In der 3. Reihe die Spaltung in F_2 in 1 sinensis: 2 pyramidalis : 1 stellata. Aus Lock.

sonders instruktiven Fall aus dem Tierreich, wertvoll besonders auch wegen seiner großen Zahlen, wollen wir eine der zahlreichen Kreuzungen betrachten, die von Toyama, Coutagne, Kellogg beim Seidenspinner Bombyx mori angestellt wurden.

Toyama kreuzte zwei Rassen, die sich in folgenden 2 Merkmalen unterschieden: die eine produziert ungezeichnete Raupen, die sich in gelbe Kokons einspinnen, die andere gestreifte Raupen, die weiße Kokons spinnen. Vom Aussehen der beiden Raupenarten gibt nebenstehende Fig. 98 ein gutes Bild. Da alle Nachkommen in F^1 gestreift waren und

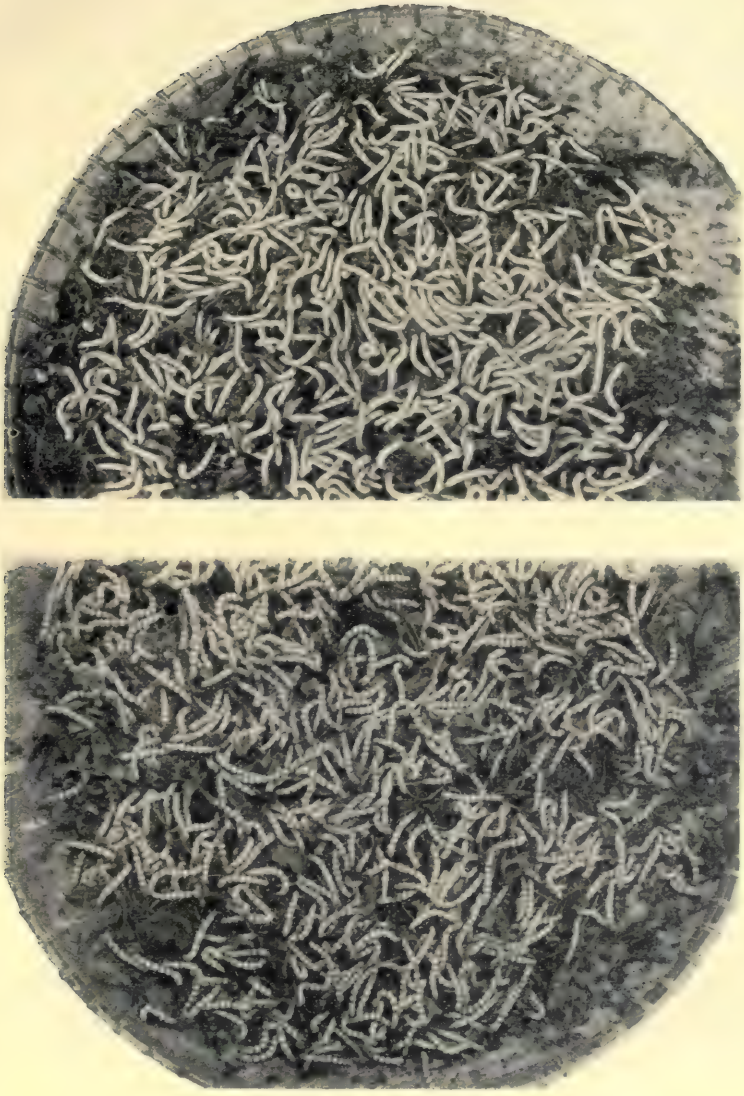


Fig. 98.
Zuchtkörbe mit weißen und gestreiften Seidenraupen. Nach Toyama.

gelbe Kokons anfertigten, erwiesen sich diese Eigenschaften als dominant; es besaß also jeder der Eltern ein dominantes und ein rezessives Merkmal. Bezeichnen wir die Eigenschaft gestreift (striatus) mit *S*, nicht gestreift mit *s*, gelb (flavus) mit *F* und nichtgelb = weiß mit *f*, so heißen die beiden Eltern

$$Sf \times sF,$$

der Bastard somit *SfFs*, also Gestreift-Gelb. Nach dem früher mitgeteilten muß er 4 Arten von Gameten bilden, nämlich *SF*, *Sf*, *sF*, *sf*; diese ergeben dann in F_2 16 Kombinationen, nämlich

S F *S F* gestreift gelb	*S f* *S F* gestreift gelb	*s F* *S F* gestreift gelb	*s f* *S F* gestreift gelb
S F *S f* gestreift gelb	*S f* *S f* gestreift weiß	*s F* *S f* gestreift gelb	*s f* *S f* gestreift weiß
S F *s F* gestreift gelb	*S f* *s F* gestreift gelb	*s F* *s F* ungezeichnet gelb	*s f* *s f* ungezeichnet gelb
S F *s f* gestreift gelb	*S f* *s f* gestreift weiß	*s F* *s f* ungezeichnet gelb	*s f* *s f* ungezeichnet weiß

Es müssen also gebildet werden 9 gestreift-gelbe : 3 gestreift-weiße : 3 ungestreift-gelbe : 1 ungestreift-weiße. Die wirklichen Zahlen Toyamas stimmen damit in wundervoller Weise überein, nämlich:

1. Gestreift-gelbe *SF* 6385 Indiv. = 56,38% = ca. 9.
2. Gestreift-weiße *Sf* 2147 » = 18,96% = ca. 3
3. Ungezeichnet-gelbe *sF* 2099 » = 18,53% = ca. 3
4. Ungezeichnet weiße *sf* 691 » = 6,1 % = 1.

Wurde aus diesen 4 Gruppen nun F_3 gezogen, so mußte folgendes eintreten, wie aus der Zusammensetzung der Formen im Kombinationsschema sich ablesen läßt:

A. In der 1. Gruppe, die beide Dominanten zeigte, waren im gleichen Phaenotypus verschiedenartige Individuen enthalten nach ihrer genotypischen Zusammensetzung: 1. solche vom Charakter *SF SF*, die also in beiden dominanten Charakteren rein waren, welche zu $^1/_9$ vorhanden sein mußten; 2. solche vom Charakter *SFsf*, die also in beiden Charakteren heterozygot waren und sich, wie leicht am Kombinationsschema nachzuzählen, in $^4/_9$ der Exemplare fanden; 3. solche vom Charakter *S SFf*, also homozygot im Charakter *S*, aber heterozygot im Charakter F, und diese finden sich zu $^2/_9$. Endlich 4. solche vom Charakter *SsFF*, also im anderen Charakter heterozygot, im anderen homozygot, ebenfalls zu $^2/_9$. Da nun die Phänotypen nicht zu unterscheiden sind, so kann der Zufall bei der Paarung dieser F_2-formen folgende Partner zusammenbringen: 1. Den ersten Typus mit sich selbst oder jedem anderen, dann muß die Nachkommenschaft immer nach *SF* aussehen, da stets beide Dominanten vorhanden sind. 2. Der 2. Typus mit sich selbst; dann liegt das gleiche vor, wie wenn F_1 in Inzucht weiter gezüchtet wurde, nämlich *SFsf* × *SFsf*, also muß Spaltung in die 4 Typen im bekannten Verhältnis eintreten. 3. Der 2. Typus mit dem 3., also *SFsf* × *S SFf*. Ersterer hat die Gameten *SF*, *Sf*, *sF*, *sf*, letzterer nur *SF* und *Sf*, es sind also 8 Kombinationen möglich, von denen 6 *SF* enthalten, 2 *Sf*; es ist also eine Spaltung in *SF* und *Sf* zu erwarten im Verhältnis 3 : 1. 4. Typus 2 kommt mit Typus 4 zusammen. Typus 2 hat wieder die Gameten *SF*, *Sf*, *sF*, *sf*, Typus 4 aber nur *SF*, *sF*. Von den 8 möglichen Kombinationen enthalten also 6 wieder *SF*, 2 aber nur *sF*, also ist Spaltung zu erwarten in die Phaenotypen *SF* : *sF* = 3 : 1. 5. Der 3. Typus kann mit dem 2. zusammenkommen, das ist natürlich das gleiche wie der umgekehrte Fall 3. 6. Der 3. Typus kann mit seinesgleichen zusammenkommen. Da er nur in Bezug auf die Eigenschaft *Ff* heterozygot ist, so muß also das gleiche eintreten, wie wenn zwei Monohybriden sich paaren, also eine Spaltung in *SF* : *Sf* = 3 : 1, also ebenso wie im 3. Fall. 7. Der 3. Typus kann mit dem 4. zusammenkommen; ihre Gameten sind *SF*, *Sf* und *SF*, *sF*; ihre Kombination wird immer *SF* enthalten, das Aussehen also einheitlich dominant sein, wie im 1. Fall. 8. Der 4. Typus kann mit dem 2, zusammenkommen, das ist das gleiche wie der umgekehrte

Fall 4. 9. der 4. Typus kann mit dem 3. zusammentreffen, das ist das gleiche wie der umgekehrte Fall 7; endlich 10. kann der 4. Typus mit seinesgleichen sich begatten; da er nur in der Eigenschaft *Ss* heterozygot ist, haben wir wieder das entsprechende, wie im Fall 6, also eine monohybride Spaltung in $SF : sF = 3 : 1$. Das aber ist das gleiche wie im Fall 4. Man sieht somit, daß die $^9/_{16}$ dominantmerkmaligen F_2-Individuen, wenn nur unter sich gepaart, in F_3 4 verschiedene Arten von Nachkommenschaft ergeben werden, wie sie die Fälle 1—4 repräsentieren. Das wirkliche Resultat ist aber genau das erwartete. Es ergaben nämlich von 21 Paarungen:

8 Paarungen nur gestreift gelbe Nachkommen, wie es Fall 1 verlangt,

3 Paarungen gestreift gelbe und gestreift weiße und zwar 677 : 240 Individuen gleich 73,82% : 26,17% = 3 : 1, wie es Fall 3 verlangt,

8 Paarungen gaben gestreift gelbe und ungezeichnet gelbe und zwar 1475 : 513 = 74,2% : 25,8% = 3 : 1, wie es Fall 4 verlangt,

2 Paarungen endlich gaben alle 4 Typen, nämlich

Gestreift gelbe	326	= 55,72%	= ca. 9,
Gestreift weiße	90	= 15,36%	= ca. 3,
Ungezeichnet gelbe	126	= 21,53%	= ca. 3,
Ungezeichnet weiße	43	= 7,34%	= 1,

wie es der Fall 2 verlangt. Dies also die Nachkommenschaft der Gestreift gelben von F_2.

B. Unter den $^3/_{16}$ gestreiftweißen von F_2 finden sich, wie das Kombinationsschema zeigt, $^1/_3$ die nur *S* und *f* enthalten und $^2/_3$ die außerdem noch *s* besitzen. Es ist also 1. möglich, daß die ersteren unter sich paaren, und dann müssen sie als Homozygote die gleiche Nachkommenschaft ergeben. 2. können die letzteren unter sich paaren. Da sie nur in einem Eigenschaftspaar *Ss* heterozygot sind, so muß eine einfache Mendelspaltung im Verhältnis 3 *Sf* : 1 *sf* eintreten. 3. können letztere mit ersteren zusammenkommen; da dann in jedem Fall *S* in die Kombination eingeführt wird, so muß das Resultat wie bei 1 lauter Formen *Sf* sein. Der Versuch ergab in der Tat dann in F_3 aus den Nachkommen der $^3/_{16}$ gestreift weißen in 16 Paarungen:

7 Paare gaben ausschließlich gestreift weiße, wie Fall 1 und 3 verlangen,

9 Paare gaben gestreiftweiße und ungestreiftweiße, und zwar 1698 : 504 = 77,11% : 22,88% = ca. 3 : 1.

C. Bei den $^3/_{16}$ ungezeichnetgelben von F_2 muß in F_3 natürlich das gleiche eintreten, nur daß hier, wie das Kombinationsschema zeigt, die andere Dominante und das andere Rezessive in Betracht kommen. Das Ergebnis ist in der Tat, daß aus 15 Paarungen in F_3 entstanden:

8 Paare gaben ausschließlich ungezeichnet gelbe,

7 Paare gaben ungezeichnet gelbe und ungezeichnet weiße und zwar 1507 : 457 = 76,73% : 23,26% = ca. 3 : 1.

D. Endlich bleiben noch die $^1/_{16}$ ungezeichnet weiße übrig, die ja reine rezessive sein müssen, somit rein weiter züchten, und in der Tat blieb F_3 ebenso.

Wir sehen somit hier einen höchst typischen Fall von Mendelschem Dihybridismus. Er zeigt uns aber noch etwas Weiteres. Die Ausgangstiere waren gestreift weiß × ungezeichnet gelb. In der Nachkommenschaft fanden sich bereits in F_2 die neuen Kombinationen gestreift gelb und ungezeichnet weiß. Da, wie das Kombinationsschema zeigt, diese in je $^1/_{16}$ der Exemplare homozygot auftreten müssen — im Schema liegen die Homozygoten ja immer in der Diagonale von links oben nach rechts unten — so muß es durch fortgesetzte richtige Auswahl schließlich gelingen, diese Homozygoten zu isolieren und damit zwei rein züchtende neue Kombinationen zu schaffen, und sie wurden in der Tat auch isoliert. Es können also auf dem Wege der Bastardierung neue Rassen geschaffen werden, die alle denkbaren Neukombinationen der bei den Eltern vorhandenen Charaktere zeigen.

Bei einem solchen Fall von Mendelschem Dihybridismus kann es nun natürlich auch vorkommen, daß entweder eine oder auch beide Eigenschaften nicht Dominanzerscheinung zeigen, sondern sich intermediär verhalten. Die Zahlenkonsequenzen der Spaltung lassen sich dann leicht aus dem oben ausgeführten ableiten. Da sie für den typischen Mendelfall durch die Formel $(3 + 1)^n$ gegeben waren, werden sie bei zwei intermediär sich verhaltenden Eigenschaften natürlich durch die Formel $(1 + 2 + 1)^2$ erhalten, da ja in diesem Fall für jede Eigenschaft die Spaltung die 3 Typen $1\,DD + 2\,DR + 1\,RR$ ergibt.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

Wenn also ein Eigenschaftspaar Dominanz, das andere intermediäres Verhalten zeigt, so ist die Konsequenz für F_2 (3 + 1) (1 + 2 + 1) = [3 + 6] + 3 + [1 + 2] + 1, was natürlich entsprechend zusammengenommen (die Klammern) das klassische Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1 darstellt. Wie sich auf diese Zahlenreihe die einzelnen Typen verteilen, illustriert wunderschön ein Beispiel Biffens, zu dem Bateson die nebenstehend reproduzierte höchst lehrreiche Abbildung gegeben hat (Fig. 99).

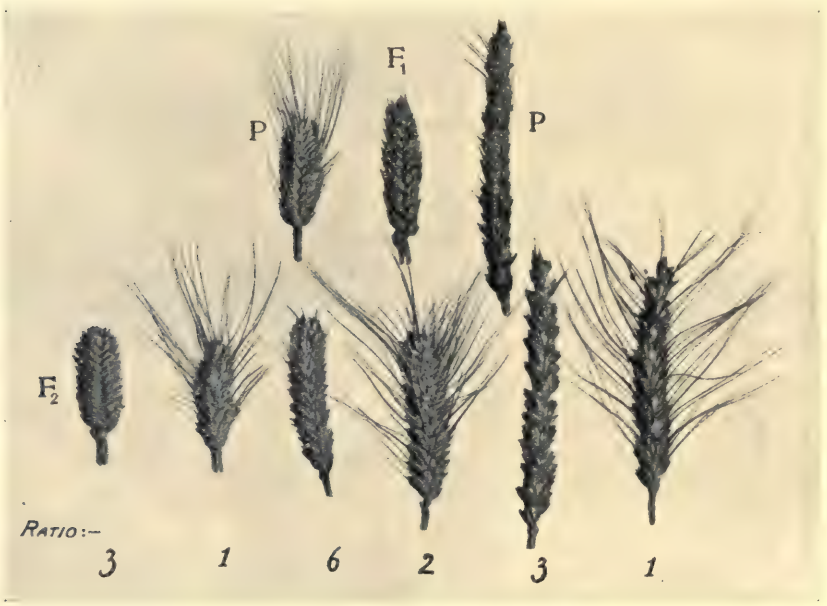


Fig. 99.
Kreuzung dichter bartiger mit lockeren grannenlosen Ähren mit Spaltung in F_2 in 6 Typen. Aus Bateson.

Es handelt sich um Weizenkreuzungen, wobei die beiden Allelomorphe das Fehlen der Grannen bei der Ähre und ihr Vorhandensein (der Bart) sind. Erstere Eigenschaft ist dominant. Das andere Paar ist die dichte Stellung der Körner, die eine kurze kompakte Ähre bedingt und eine lockere Stellung, die eine lange schlanke Ähre hervorruft. Diese beiden Eigenschaften vererben intermediär. Die Allelomorphe sind also *D* (densus) dicht, *d* nicht dicht = locker, *B* (barba) Faktor, der die Bart-

bildung verhindert, *b* sein Fehlen, der Bart vorhanden. Werden also eine dichte-bartige Form *Db* und eine lockere-grannenlose *dB* gekreuzt (*P* = parentes, Eltern), so ist F_1, wie das Bild zeigt, intermediär-grannenlos. In F_2 muß dann die Spaltung so eintreten, daß sich die Spaltung aus dem Verhältnis 3 *B* : 1 *b* und *DD* : 2 *Dd* : *dd* kombiniert. Das gibt, wie die einfache Multiplikation zeigt und das Bild bestätigt, die Phaenotypen 3 *BD* grannenlos-dicht : 6 *BDd* = grannenlos-intermediär : 3 *Bd* = grannenlos-lang : 1 *bD* = bärtig-dicht : 2 *bDd* = bärtig intermediär : 1 *bd* = bärtig-lang.

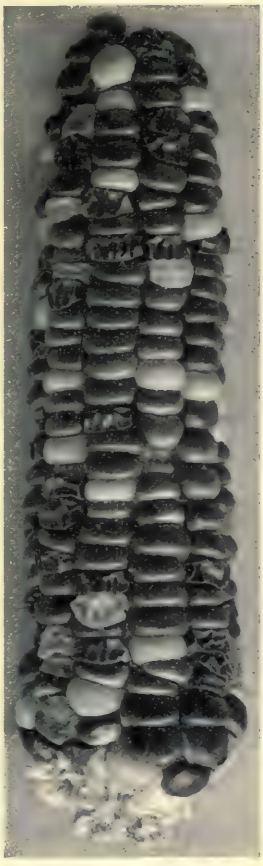


Fig. 100.
Maiskolben von F_2 mit blauglatten, weiß-glatten, blaurunzeligen und weißrunzeligen Körnern. Photo. nach einem Corrensschen Originalstück.

Wir können diese Besprechung der einfachen Mendelfälle nicht abschließen, ohne kurz einen Fall erwähnt zu haben, der zunächst etwas unklar erscheint, sich dann aber auf das einfachste auflöst. Einer der schönsten Fälle von Mendelschem Dihybridismus ist die Correnssche Kreuzung des Mais, Zea mays alba × Zea mays coeruleo-dulcis. Ersterer hat weiße glatte Körner, letzterer blaue gerunzelte. In F_1 ist der Bastard stets blau und glatt und in F_2 tritt eine Spaltung ein im Verhältnis von 9 blauen glatten : 3 weißen glatten : 3 blauen runzligen : 1 weißen runzligen, wie nebenstehend abgebildeter von Correns gezüchteter Kolben beweist (Fig. 100). Das ist zunächst nicht weiter merkwürdig. Nun beruht aber die blaue resp. weiße Farbe auf dem durch die durchsichtige Schale durchscheinenden Nährgewebe des Embryo, dem Endosperm. Dieses ist aber gar kein Teil des Embryo, sondern gehört zum mütterlichen Organismus. Der Bastardembryo F_1 hat also, wenn der Vater coeruleo-dulcis war, das Endosperm mit der Farbe dieses Vaters,

obwohl es ein Teil der weißen Bastardmutter (*P*) selbst ist. Dieses Übertragen einer Eigenschaft des befruchtenden Vaters auf Körpergewebe der Mutter nennt man eine Xenie. Die Erklärung hat sich nun durch Nawaschin und Guignard so ergeben, daß bei der Befruchtung 2 Samenkerne in den Embryosack eindringen, von denen der eine das Ei befruchtet, der andere die Zelle, aus der sich jenes Nährgewebe entwickelt. Der nach dem Schema des Dihybridismus spaltende Bastard stellt also gewissermaßen eine Verwachsung aus einem Bastardembryo und einem Bastardendosperm dar. Letzterer mendelt aber infolge seiner Entstehung genau so wie ein anderer Bastard.

Diese Beispiele werden wohl genügen; sie setzen uns leicht in den Stand, mit allen einfachen Mendelfällen und ihren Konsequenzen fertig zu werden. So wollen wir diese Erfahrungen denn noch benutzen, um zu sehen, wie sie auf die Analyse von Naturformen angewandt werden können und wie sie gestatten Kreuzungsergebnisse vorauszusagen, die ohne den Mendelismus überhaupt ganz regellos erscheinen möchten. Wir wählen dazu die schönen Experimente, die Standfuss an einem bekannten Schmetterling, dem Nagelfleck Aglia tau und seinen in der Natur fliegenden Aberrationen ferenigra und melaina ausführte. Wie Fig. 101 zeigt, unterscheiden sich die letzteren von der Stammart dadurch, daß bei ferenigra die Flügel vom Rand her verdüstert werden und bei melaina völlig verdüstert sind. Diese Aberrationen kommen in der Natur ziemlich selten vor, so daß es, wie Standfuss annimmt, wahrscheinlich ist, daß sie meist mit der Stammart sich paaren und Bastarde erzeugen. Da nun die melaina resp. ferenigra-Eigenschaft dominant ist, so sehen diese Bastarde wie die Aberration selbst aus. Es ist somit eine große Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß aus der Natur stammende Aberrationen Bastarde, Heterozygoten sind. In der Tat erwiesen sich alle aus der Natur kommenden ferenigra oder melaina als heterozygot mit der Stammart tau[1]. Melaina aus der Natur hat also, wenn wir uns der Schreibweise der Presence- und Absencetheorie bedienen, die Zusammensetzung *Mm*

M = Melainafaktor, der die Flügel der Stammform verdüstert,

m = kein Melainafaktor, also tau.

[1] Auf diese Interpretation werden wir nochmals zurückkommen.

Fig. 101.

a Aglia tau, *b* Aberration A. ferenigra, *c* Ab. melaina. Photo. nach Standfuss-schen Originalstücken.

Ebenso heißt ferenigra aus der Natur *Ff*. Da wir nun oben gehört haben, daß die Heterozygote mit dem rezessiven Elter zurückgekreuzt eine Spaltung im Verhältnis 1 : 1 ergeben muß, so ist zu erwarten, daß jede der Aberrationen, mit der Stammart tau gekreuzt, $^1/_2$ ferenigra resp. melaina: $^1/_2$ tau ergibt; denn

$$\left.\begin{array}{l} Ff \times ff = Ff + Ff + ff + ff \\ \text{Ferenigra} \times \text{tau} = \text{Feren.} + \text{Feren.} + \text{tau} + \text{tau} \end{array}\right\} = \frac{1}{2}\,\text{Ferenigra} + \frac{1}{2}\,\text{tau}.$$

Und ebenso verläuft die Kreuzung mit melaina. Das wirkliche Resultat der Kreuzung ferenigra aus der Natur × tau war in der Tat 83 ferenigra + 80 tau. Ebenso ist ohne weiteres zu erwarten, daß die Aberrationen mit ihresgleichen gepaart im Mendelschen Verhältnis 3 : 1 spalten müssen, denn

$$Ff \times Ff = FF + Ff + fF + ff = 3\,\text{Ferenigra} : 1\,\text{tau}.$$

Das wirkliche Resultat war bei einer Kreuzung 46 ferenigra : 14 tau. Werden nun die beiden Aberrationen ferenigra und melaina gekreuzt, so ergibt sich folgendes:

$$\begin{array}{ccc} & Ff & \times \quad Mm \\ F_1 & 1\,FM + 1\,Fm + 1\,fM + 1\,fm. & \end{array}$$

Die zweite Form ist wieder ferenigra, die dritte melaina und die vierte tau, aber die erste, die die beiden Dominanten enthält, ist neu. Es besteht für sie entweder die Möglichkeit, daß die eine Dominante die andere zudeckt, oder daß beide sich addieren. Letzteres ist in der Tat der Fall und es wird eine noch dunklere Form *FM* gebildet, die Standfuss weismanni nennt. Das wirkliche Resultat der Kreuzung war 11 weismanni, 11 melaina, 15 ferenigra, 10 tau. Wird nun die neue Form weismanni mit tau rückgekreuzt, so muß natürlich entstehen

$$FM \times fm = 1\,Ff + 1\,Fm + 1\,Mf + 1\,Mm = \frac{1}{2}\,\text{ferenigra} + \frac{1}{2}\,\text{melaina}.$$

Das wirkliche Resultat ist in der Tat 30 ferenigra + 32 melaina. Wird nun weismanni mit ihresgleichen gepaart, so ergibt sich

$$\begin{aligned} FM \times MF &= 1\,FM + 1\,FF + 1\,MM + 1\,MF \\ &= \frac{1}{4}\,\text{ferenigra} + \frac{2}{4}\,\text{weismanni} + \frac{1}{4}\,\text{melaina}. \end{aligned}$$

Das Resultat war 18 ferenigra : 31 weismanni : 17 melaina. Hier ist nun bemerkenswert, daß zum ersten Mal homozygote ferenigra und melaina zum Vorschein kamen, die sich deutlich durch größere Intensität ihres Charakters von den Heterozygoten unterschieden. Die Homozygoten miteinander gepaart müssen natürlich alle Weismanni ergeben. Alle diese Resultate sind also ohne weiteres klar. Auf eine kleine Schwierigkeit muß allerdings hingewiesen werden. Wir hatten die Form weismanni als *FM* bezeichnet. Nach der bisher ja stets benutzten Schreibweise der Presence-Absencetheorie wäre somit diese Form homozygot, da sie nur große Buchstaben enthält. Sie erweist sich aber als Heterozygote, die immer spalten muß, etwa wie die Andalusierhühner. Wäre die Untersuchung anstatt von heterozygoten Individuen von homozygoten ausgegangen und das Verhältnis der Aberrationen zur Stammform tau gar nicht berücksichtigt worden, so würde man jedenfalls geschrieben haben *M* = melaina, *m* = nicht melaina oder ferenigra, weismanni wäre dann *Mm* und alles weitere verliefe in üblicher Weise. Es folgt daraus also, daß entweder die Schreibweise der Presence-Absencetheorie nicht so aufzufassen ist, daß der kleine Buchstabe nun auch wirklich das Fehlen eines Merkmals bedingt, sondern einfach die betrachtete Relation ausdrückt: Mit tau in Vergleich gesetzt ist ferenigra *F*, mit melaina in Beziehung gesetzt ist es aber *m*: die Symbole sind relativer, nicht absoluter Natur. Oder aber es liegen wirklich zwei dominante positive Merkmale vor, die sich aber zu einander verhalten wie ein Merkmalspaar, bestehend aus einem positiven und einem negativen Faktor. Wir werden dieser Erscheinung bald wieder begegnen. Ungezwungener erscheint aber sicher die erstere Interpretation, die die presence-absence nicht als absoluten Begriff nimmt.

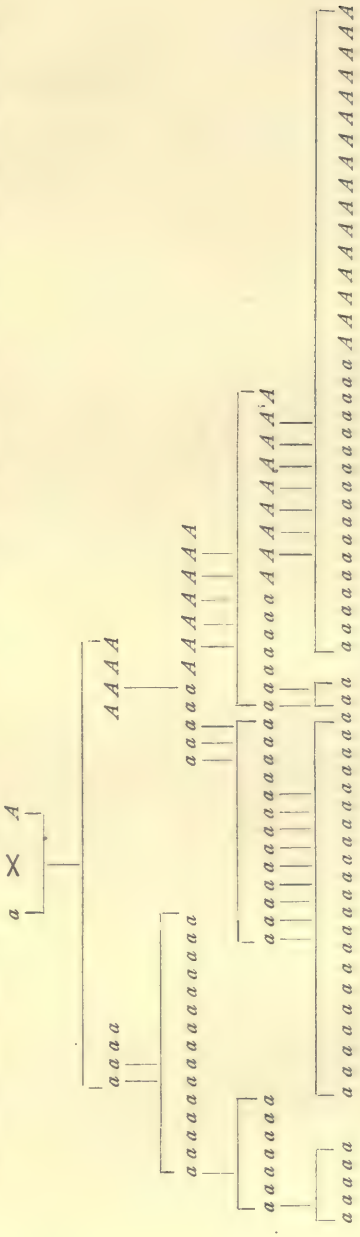
Die interessantesten Kombinationen durch Bastardierung wurden aber nun mit Hilfe einer weiteren Eigenschaft erzielt. Es kommt gelegentlich vor, daß bei einer der Formen der helle Nagelfleck auf den Flügeln verdüstert ist, was als Subcoecatypus bezeichnet wird, und dieser ist auch eine erbliche Eigenschaft. Von einer solchen Form aus gelingt es dann durch Bastardierung, ihn auch mit den anderen zu kombinieren. Genaue Angaben liegen darüber allerdings noch nicht vor.

Eines ist aber sicher, daß so unter anderem auch eine Form erhalten wurde, die als weismanni subcoeca zu bezeichnen ist. Diese stellt nun einen vollständigen Melanismus dar, der aber nicht, wie bei vielen anderen Schmetterlingen, eine Einheit ist, sondern eine Kombination von ferenigra, melaina und subcoeca darstellt. Ein schöner Fall, wie durch Bastardierung nicht nur Analyse der Charaktere, sondern auch Synthese ausgeführt werden kann.

Zum Schluß unserer Betrachtung einfacher Mendelfälle wollen wir noch an einem besonders klaren Beispiel zeigen, wie sich vielleicht auch beim Menschen mendelnde Eigenschaften werden darstellen lassen. Die mannigfachen Versuche, die in dieser Richtung unternommen wurden, haben schon mancherlei Andeutungen zum Vorschein gebracht, daß sich auch hier die einen oder anderen Erblichkeitsverhältnisse durch die Mendelschen Gesetze werden analysieren lassen. Begreiflicherweise liegt allerdings die Sachlage beim Menschen besonders ungünstig, da ja, abgesehen von der Unmöglichkeit des Zuchtexperiments, das wichtigste Mittel, die Inzucht von Bastarden, nicht durchführbar ist oder nur höchst selten durch Heirat in gleichem Sinn heterozygoter Individuen ersetzt wird. Es darf daher auch nicht Wunder nehmen, wenn die aus Stammbäumen erschlossenen Verhältnisse nicht immer ganz klar sind. Immerhin steht es fest, daß manche Eigenschaften des Menschen, besonders solche pathologischer Natur, sich wie Mendelsche Dominanten verhalten. Die Erwartungen für die Nachkommenschaft sind dann ja einfach abzuleiten. Eine solche pathologische Eigenschaft ist z. B. die Brachydaktylie, die Erscheinung, daß jeder Finger ein Glied zu wenig zeigt (durch embryonale Verschmelzung). Ein mit diesem Charakter behafteter Mensch dürfte bei der Seltenheit der Erscheinung im allgemeinen einen abnormen und einen normalen Elter gehabt haben; da er den abnormen Charakter zeigt, ist die Abnormität dominant, das Individuum ist somit in dem Charakter heterozygot. Ist A die Abnormität, a ihr Fehlen, also der normale Zustand, so heißt der brachydaktyle Mensch Aa. Würde ein solcher Mann eine ebensolche Frau heiraten, dann müßte Spaltung in $3\,A : 1\,a$ eintreten. Heiratet er aber eine normale Frau, so hätten wir den Fall einer Mendelschen Rückkreuzung oder Anpaarung: $Aa \times aa = {}^1/_2\,Aa + {}^1/_2\,aa$. Die Hälfte

der Nachkommenschaft wäre also heterozygot abnorm, die andere Hälfte homozygot normal. Erstere müßten also bei Ehen mit normalen immer wieder zur Hälfte abnorme erzeugen, letztere aber in gleichem Fall nur normale Kinder. Der folgende Stammbaum nach Farabee illustriert nun sehr zutreffend einen Fall, in dem dies genau stimmt:

A sind die anormalen, *a* die normalen Individuen. In der 1. Generation sind vier Individuen normal, 4 anormal (3 unbestimmte wurden weggelassen). Die normalen geben stets wieder normale Nachkommenschaft, die anormalen dagegen zur Hälfte normale, zur Hälfte anormale. (Die Zahl der Striche, die die Generationen verbinden, bedeuten die Zahl von Individuen, die mit normalen Ehegatten die betreffende Gesamtnachkommenschaft erzeugten.) Das Verhältnis 33 normale : 36 anormale Nachkommen entspricht ja sehr schön der Erwartung 1 : 1. Ganz so klar sind allerdings nicht viele Fälle Mendelscher Erblichkeit beim Menschen. Es liegt da eben noch ein großes Feld zukünftiger Forschung.



Stammbaum einer brachydaktylen Familie nach Farabee.

Vierzehnte Vorlesung.

Das Auftreten von Neuheiten bei Bastardierung und die verschiedenen Möglichkeiten der Erscheinung.

Die bisher vorgeführten Mendelfälle illustrierten uns das einfachste Verhalten unter Auftreten der klassischen Zahlenverhältnisse, Fälle, die sich natürlich beliebig vermehren ließen, auch durch Anziehung des Trihybridismus und noch mehr Eigenschaftskombinationen. Sie würden uns alle immer wieder die Übereinstimmung zwischen der aus der Kombination abzuleitenden Wahrscheinlichkeit und der Wirklichkeit demonstrieren. Es zeigte sich nun aber bald nach dem Wiedererwecken der Mendelschen Lehre, daß es viele Fälle gibt, in denen andere Zahlenverhältnisse auftreten, als erwartet werden sollten und auch die Spaltung der Eigenschaften zu ganz absonderlichen Dingen führte. Allen diesen Fällen, deren bekannteste Typen wir uns jetzt vorführen wollen, ist eines gemeinsam, nämlich daß in den Bastardgenerationen „Neuheiten" auftreten, Eigenschaften, von deren Vorhandensein bei den Bastardeltern nichts zu merken war, also etwa das Auftreten von Farbe bei Kreuzung weißer Rassen. Die zuerst von Tschermak studierte Erscheinung, die dann vor allem durch Bateson und seine Mitarbeiter, durch Correns, Cuénot, Shull geklärt wurde, hat als Ganzes oder in ihren Teilen die verschiedenartigsten Bezeichnungen erhalten, wie Laenz, Hybridatavismus, Kryptomerie, Reversion (Rückschlag), die schwer voneinander abzugrenzen sind. Es läßt sich aber auch ganz gut ohne sie auskommen. Die beiden ersteren und die letzte Bezeichnungen sind allerdings solche, die in der Erblichkeitslehre schon lange eine große Rolle spielen. Es war immer bekannt, daß ein Organismus Eigenschaften enthalten kann, die nicht sichtbar in Erscheinung treten, die er latent besitzt und die aus irgend einem Grund gelegentlich zum Vorschein kommen können. Es ist ferner bekannt, daß Organismen plötzlich oder nach Bastardierung Eigenschaften zeigen, die vermutlich denen ihrer Ahnen entsprechen, Atavismen sind. Bekanntlich haben gerade diese Atavismen im Gefolge von Kreuzung eine große historische Rolle in der Biologie gespielt, indem Darwin wichtige Schlüsse auf

der Tatsache aufbaute, daß nach Kreuzung von domestizierten Taubenrassen in der Nachkommenschaft das Gefieder der wilden Felstaube, der mutmaßlichen Stammform, auftrat.

Das mendelistische Studium dieser Erscheinungen hat nun dazu geführt, auch das Auftreten von Neuheiten nach Bastardierung auf Grund der Beschaffenheit der Gameten zu erklären und damit die zu erwartenden Zahlenverhältnisse zu bestimmen. In zahlreichen genauer analysierten Fällen haben solche Bestimmungen bereits ihre Feuerprobe bestanden. Wenn wir die wichtigsten Formen der Erscheinung von Neuheiten nun betrachten wollen, so können wir von vornherein zwei Hauptgruppen unterscheiden: Im einen Fall liegt eine wirkliche Latenz vor, d. h. die Eigenschaft, die später als Novum auftritt, ist bei den Bastardeltern schon als solche vorhanden, sie kann aber aus irgend einem Grund nicht in Erscheinung treten; erst die mit der Bastardierung resp. Spaltung verbundenen neuen Gametenkombinationen schaffen das Hindernis beiseite, sodaß dann die latente Eigenschaft sichtbar, patent, wird. In der anderen Gruppe von Fällen aber ist die Eigenschaft eine derartige, daß sie durch die Anwesenheit mehrerer Faktoren bedingt wird, die Bastardeltern aber nur einen resp. einen Teil besitzen. Erst wenn die Bastardierung die richtigen Faktoren kombiniert, lassen sie die gemeinsam bedingte Eigenschaft sichtbar werden. In diesen Fällen ist also nicht die Eigenschaft latent, sondern eine unvollständige Serie ihrer Bestimmungsfaktoren.

Zu der ersteren Gruppe der eigentlichen Latenz führt uns gut der in der letzten Vorlesung besprochene Fall der Aglia tau über. Auch dort war ja, wenn ohne Kenntnis der Gametenbeschaffenheit betrachtet, etwas Neues aufgetreten: die natürlichen Formen melaina und ferenigra gekreuzt gaben schon in F_1 Spaltung, wobei unter anderem die Stammform der Aberrationen tau auftrat. In diesem Fall enthielten auch die Bastardeltern den tau-Charakter gewissermaßen latent, aber nicht dadurch, daß er ein echtes Glied der Erbmasse war, sondern dadurch, daß die Eltern selbst Bastarde, Heterozygoten, waren. Wie wir später sehen werden, steht dieser Fall aber in engstem Zusammenhang mit solchen, deren berühmtestes Beispiel wir jetzt kennen lernen wollen, Kreuzungen von homozygoten Individuen, bei denen trotzdem in F_2 eine latente

Eigenschaft sichtbar wird, die bei den Eltern sich durch die Art ihrer Verbindung mit anderen Eigenschaften nicht zeigen konnte. Das klassische Beispiel dieser Erscheinung ist das Verhalten der Hühnerkämme bei Kreuzung verschiedener Rassen, das schon Darwin beschäftigte und durch Bateson und Punnett vor allem seine Klärung erfuhr. Viele Hühnerrassen haben die Kammform des wilden Ahnen, den sogenannten einfachen Kamm (Fig. 102*A*). Als besondere erbliche Kammformen treten nun einmal der sogenannte Erbsenkamm (Fig.

Fig. 102.
Kammformen der Hühner. *A* einfacher Kamm, *B C* Erbsenkamm, *D*, Rosenkamm, *E* Walnußkamm. Nach Bateson.

102 *C*) und dann der Rosenkamm (Fig. 102*D*) auf. Die letzteren beiden reinzüchtenden Kammformen erweisen sich nun bei Kreuzung mit dem einfachen Kamm als dominant und geben dann in F_2 eine einfache Spaltung im Verhältnis 3 : 1. Im wirklichen Experiment kamen z. B. zum Vorschein 695 Rosenkämme : 235 einfachen Kämmen. Wurde nun Erbsenkamm mit Rosenkamm gekreuzt, so hatte F_1 eine neue Kammform, die in der Natur bei den malayischen Hühnern vorkommt und wegen ihres Aussehens als Walnußkamm bezeichnet wird (Fig. 102*E*). Nach dem was wir oben bei Aglia tau erfuhren, ist das nicht so merk-

würdig. Dort addierten sich die beiden dominanten Faktoren, der melaina- und der ferenigra-Faktor zu der Additionsform weismanni; hier geschieht das gleiche, Erbsen- und Rosenkammfaktor geben das merkwürdige Additionsprodukt Walnußkamm. In F_2 treten aber nun typischerweise 4 Kammformen auf, nämlich Walnußkamm, Erbsenkamm, Rosenkamm und einfacher Kamm. Letzterer trat also als Neuheit auf. Die Gesamtzahlen der Versuche der englischen Forscher waren

279 Walnußkämme,
132 Erbsenkämme,
99 Rosenkämme,
45 Einfache Kämme.

Da das Auftreten von 4 Phaenotypen auf die Anwesenheit von 2 Merkmalspaaren schließen läßt, ist ein Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1 zu erwarten, dem die Zahlen auch einigermaßen entsprechen. Um ihr Zustandekommen zu erklären, wurden die notwendigen Versuche gemacht, die unter Heranziehung von über 12 000 Individuen zu folgender einfachen Klärung des Falls führten: Der Erbsenkamm beruht auf der Anwesenheit eines Faktors *P* (= Pisum), der den einfachen Kamm in den Erbsenkamm verwandelt. Ebenso beruht der Rosenkamm auf dem Faktor *R* (Rosa), der einfachen Kamm in Rosenkamm verwandelt. Nach der Presence- und Absencetheorie steht nun jedem dieser dominanten Merkmale sein Fehlen als Rezessiv gegenüber. Es heißt somit das Rosenkammhuhn *Rp*, nämlich Rosenkamm und kein Erbsenkamm, das Erbsenkammhuhn aber *Pr*, nämlich Erbsenkamm und kein Rosenkamm. *Rp* × *Pr* = *RPrp*, das ist Walnußkamm heterozygot. In F_2 muß dies nun, wie wir wissen, so spalten, daß 4 Phaenotypen entstehen, von denen $^9/_{16}$ beide Dominanten enthalten *RP* also Walnußkamm zeigen, je $^3/_{16}$ eine Dominante, also *Rp* oder *Pr*, was Rosen- resp. Erbsenkamm gibt und $^1/_{16}$ keine Dominante, also *rp*: kein Rosenkamm und kein Erbsenkamm ist aber der einfache Kamm. Man wird sich bei dieser Erklärung vielleicht daran stoßen, daß *r* und *p* doch eigentlich das gleiche sind; wir werden später die Erklärung dafür finden. Tatsächlich läßt diese Interpretation jede weitere Kreuzungsmöglichkeit vorausberechnen; um nur zwei Kontrollversuche zu nennen, so sei die Kreuzung erwähnt

zwischen dem Walnußkamm von F_1 und einem einfachen Kamm, also *RPrp* × *rrpp*. Ersteres hat dann wieder die 4 Gametenarten *RP*, *Rp*, *rP*, *rp*, letzteres nur *rp*. Es sind somit nur 4 Kombinationen möglich, und zwar in gleicher Zahl *RPrp*, *Rprp*, *rPrp*, *rprp*. In der Tat ergab die Gesamtheit der Kreuzungen 644 Walnußkamm, 705 Rosenkamm, 664 Erbsenkamm, 716 einfacher Kamm. Eine zweite Kontrolle könnte in folgendem bestehen: Unter den $^9/_{16}$ Walnußkämmen in F_2 muß je $^1/_{16}$ Homozygoten sein, die also rein züchten. In der Tat gab ihre Zucht ausschließlich Walnußkämme, nämlich 216 Individuen. Ebenso muß das $^1/_{16}$ mit einfachem Kamm stets rein homozygot sein; auch es erfüllte diese Erwartung in 1937 Fällen.

Vielleicht noch schlagender ist aber die Kontrolle für die Richtigkeit der Interpretation, die durch eine ebenfalls von Bateson durchgeführte Kreuzung mit einem ganz anderen Hühnerschlag gegeben wird. Das Bredahuhn besitzt an Stelle des Kammes zwei Höcker. Es zeigte sich nun durch Kreuzung mit einfachem Kamm, daß dies auf dem Fehlen des Kammfaktors, aber auf der Anwesenheit eines dominanten Verdoppelungsfaktors beruht. Wenn dieses Bredahuhn nun mit einem Rosenkammhuhn gekreuzt wurde, so handelte es sich um 3 Faktoren, nämlich *R* Rosenkamm, *r* sein Fehlen, der Verdoppelungsfaktor (duplicitas) *D*, *d* sein Fehlen, der Kammfaktor *C* (crista), sein Fehlen *c*. F_1 hieß also *RDCrdc*, muß also doppelten Rosenkamm haben. In F_2 ist dann die Spaltung in 8 Phaenotypen zu erwarten, unter welchen, wie ja leicht zu kombinieren ist, als Neuheiten auftreten müssen die Zusammensetzungen *DCr*, also verdoppelter Einfachkamm und *Cdr*, also gewöhnlicher Einfachkamm. Beide Neuheiten erschienen auch. Bateson bemerkt dazu mit Recht, daß ohne Kenntnis der Mendelschen Gesetze ein solcher Fall einfach unerklärlich erscheinen müßte.

In diesen interessanten Fällen war also das Auftreten der Neuheit in F_2, — wenn wir den Walnußkamm ebenso wie die Aglia tau weismanni nicht auch als Neuheit infolge Addition zweier Dominanten bezeichnen wollen, wozu ja Berechtigung vorliegt, da wenigstens erstere auch homozygot gezüchtet werden können — so zu stande gekommen, daß durch die Kombination der Gameten ein in den Eltern schon vorhandener rezessiver Faktor aus der Verbindung mit den ihn unsichtbar

machenden Dominanten befreit wurde. Aber es ist auch noch ein weiterer Fall echter Latenz denkbar. Es ist klar, daß eine einheitlich erscheinende Eigenschaft oft in Wirklichkeit komplex ist, aus mehreren Faktoren zusammengesetzt. Wenn dies dann mehrere dominante Eigenschaften sind, so kann ihre Kombination sich in verschiedenartiger Weise äußern. Sie können, wie wir schon sahen, sich in ihrer Wirkung addieren zu einer besonderen Form, sie können sich aber auch gegenseitig zudecken; es käme dann ein Verhalten zu stande, das in seinem Effekt der Dominanz gleicht, aber doch etwas davon ganz Verschiedenes ist. Bateson hat deshalb für die Verdeckung eines dominanten Faktors durch einen anderen dominanten die Bezeichnung Epistasis eingeführt. Der verdeckende Charakter ist epistatisch, der verdeckte hypostatisch. Es ist klar, daß im Fall solcher Epistasis eine Eigenschaft unsichtbar, nämlich hypostatisch sein kann und doch vorhanden, also latent. Auch dann kann es bei einer Bastardierung dazu kommen, daß der hypostatische Faktor von seinem epistatischen befreit wird und dann in F_2 die durch ihn bedingte Eigenschaft als Neuheit zum Vorschein kommt. Eine hübsche Illustration dazu läßt sich aus den Kreuzungen der Mäuserassen entnehmen, auf die wir noch öfters zurückkommen werden. Wenn wildfarbige graue Mäuse mit schokoladebraunen gekreuzt werden, so ist F_1 wildfarbig grau, und in F_2 treten außer den beiden Elterntypen noch schwarze als Neuheit auf. Das schwarz war hier, wie die genaue Durchführung der Kontrollkreuzungen zeigte, als latenter Faktor bei den grauen enthalten. Aber grau ist epistatisch über schwarz und läßt es somit nicht sichtbar werden. Die Kreuzung ist also die folgende: Die graue Maus enthält — neben anderen Faktoren der Fellfarbe, die wir später kennen lernen werden — den Grundfaktor *G* (griseus) (genauer gesagt ist das ein Faktor, der eine Anordnung des Haarpigments in Ringeln bewirkt; diese Anordnung ergibt den Eindruck der Wildfarbe) und die ihm hypostatische Schwarzdominante *N* (niger). Die schokoladefarbige Maus hat aber weder das eine noch das andere, ist also beschaffen *gn*. F_1 ist somit *GNgn*, also wieder grau. In F_2 müssen nun $^9/_{16}$ *G* und *N* enthalten, sie sind grau; $^3/_{16}$ enthalten *G* aber *n*, sie sind also wieder grau; $^3/_{16}$ besitzen *g* aber *N*, sie müssen als Neuheit schwarz zeigen und $^1/_{16}$ ist *gn*, also wieder schokoladefarbig. Bei diesem

Verhältnis der Epistasis treffen wir nun, wie hier in Parenthese zugefügt sei, wieder etwas ähnliches, wie bei der gewöhnlichen Dominanz; dort sahen wir, daß homozygote und heterozygote sich von einander doch unterscheiden lassen (s. Aglia tau ferenigra). Auch hier läßt sich das epistatische Grau also *GN*, von dem grau, dem *N* fehlt, also *Gn* unterscheiden: während die $^{9}/_{16}$ *GN* eine Farbe zeigen, die man wildfarbig (agouti) nennt, erscheinen die $^{3}/_{16}$ *Gn* zimtfarbig (cinnamon agouti). Addiert man die Resultate, die Miss Durham und Cuénot bei diesem Versuch erhielten, so waren es

63 wildfarbene } 84 graue,
21 zimtfarbene }
20 schwarze
8 schokoladene,

also äußerst genau das berechnete Resultat.

Die beiden besprochenen Fälle zeigten uns also das Neuauftreten wirklich latenter Eigenschaften durch die Neukombination bei der Bastardierung, die den verdeckenden dominanten resp. epistatischen Faktor aus bestimmten Kombinationen ausschloß. Neuheiten bei der Bastardierung können aber auch auf anderem Wege gebildet werden, insofern als durch die Gametenkombination Eigenschaften zu stande gebracht werden, die als solche gar nicht bei den Eltern vorhanden sind. Das ist natürlich nur denkbar, wenn eine Eigenschaft durch mehrere selbständig spaltende Faktoren bedingt wird und die Eltern diese Faktoren nur teilweise besitzen. Im einzelnen sind die Möglichkeiten, die so geschaffen werden, sehr mannigfacher Natur. Der einfachste Fall ist wohl der, daß einer der Bastardeltern den einen Teilfaktor nicht besitzt, wohl aber den anderen, während der andere Bastardelter über den betreffenden Komplementärfaktor verfügt. Wenn es sich dabei um Farben handelt, kann man sich vorstellen, daß die Farbe nur durch das Zusammentreffen von zwei chemischen Bestandteilen, einer Farbbase oder Chromogen und einem Farbferment gebildet werden kann, wie dies Cuénot zuerst erkannte, was ja in der Tat für pflanzliche wie tierische Farbstoffe sich auch erweisen ließ, und zwar gerade für solche, die die jetzt zu besprechenden Spaltungen zeigen. So bildet sich das

pflanzliche Anthocyan aus einem Glukosid unter der fermentativen Wirkung einer Oxydase, ebenso tierisches Melanin aus Tyrosin unter Einwirkung der Tyrosinase. Ohne spezielle Beziehung zu den Farbstoffen ließe sich das Verhältnis auch mit der Terminologie der Immunochemie so ausdrücken, daß zu dem als „Amboceptor" fungierenden Teil das zugehörige „Komplement" nötig ist, um die Eigenschaft hervorzurufen.

Auch für diese Erscheinungen bieten uns die Kreuzungen der Mäuserassen, die zu den bestanalysierten Objekten des Tierreichs gehören, besonders instruktive Beispiele. Bei den Mäusen gibt es bekanntlich, wie auch bei anderen Tieren, weiße Formen mit roten Augen, denen somit das Pigment fehlt. Diese Albinos züchten rein. Mit einer reinen farbigen Maus gekreuzt dominiert die Farbe über den Albinismus, d. h. ihr Fehlen, und F_2 spaltet in 3 Farbige : 1 Albino. Das ist aber durchaus nicht immer der Fall, bei vielen solchen Kreuzungen trat vielmehr in F_2 eine neue Eigenschaft auf, also neben grau und weiß, schwarz oder gelb oder braun. Es muß also verschiedenartige Albinos geben. Die genaue Analyse dieser Formen, deren Grund von Cuénot gelegt wurde, ergab nun, daß es in der Tat sehr verschiedenartige Albinos gibt: ein Albino kommt so zu stande, daß eine gefärbte Maus den einen Faktor zur Erzeugung der Farbe, sagen wir das Komplement, verliert, sodaß der andere allein keine Farbe produzieren kann. Es gibt daher genau ebenso viele Sorten von Albinos als es konstante Farbrassen gibt, deren bisher mindestens 32 analysiert sind (Miss Durham, Plate), also auch 32 äußerlich gleiche, im Fehlen des Komplements gleiche, aber in dem anderen unsichtbaren Farbfaktor, dem Chromogen, verschiedene Albinos. Da nun eine gefärbte Maus selbstverständlich beide Faktoren besitzt, so muß bei der Bastardierung zwischen gefärbter und Albino eine Gametenkombination erscheinen können, die den Farbfaktor, das Chromogen des Albino, mit dem Komplement, das der farbige Elter in den Bastard einführte, zusammenbringt. Trägt der Albino unsichtbar den gleichen Farbfaktor, wie sein gefärbter Partner, z. B. grau, dann tritt natürlich eine einfache Mendelspaltung 3 : 1 ein, da ja gewöhnlicher Monohybridismus in Bezug auf den Farbfaktor resp. sein Fehlen vorliegt. Trägt aber der Albino eine andere Farbe, so muß diese in F_2

in allen Kombinationen, in denen sie mit dem Komplement zusammentrifft, erscheinen. Kreuzt man, um nun ein wirkliches Beispiel zu nennen, eine reine graue Maus mit einem Albino, der von schwarzer Rasse stammt, so ist die Lage die folgende: *G* ist wieder der Farbfaktor für grau, *N* der für schwarz, *C* ist das Komplement, das das Erscheinen der Farbe bedingt und *c* sein Fehlen. Die graue Maus heißt also, wenn sie in allen anderen hier nicht zu berücksichtigenden Faktoren rein ist, *CGN*. denn wir wissen schon, daß die wildfarbigen grauen Mäuse den Schwarzfaktor hypostatisch besitzen. Der Albino heißt aber *cgN*, wobei natürlich *g* das Fehlen von grau ist, was ja, wie wir schon hörten, für die schwarzen zutrifft. Der Bastard F_1 heißt also *CcGgNN*, ist also wieder Grau. Da der Faktor *N* homozygot ist, also nicht spalten kann, liegt ein Fall von Dihybridismus vor. Die Gameten sind *CGN*, *CgN*, *cGN*, *cgN*. Nach dem Kombinationsschema erhalten wir, wenn wir es hier einmal wieder anwenden wollen:

CGN *CGN* grau	*CgN* *CGN* grau	*cGN* *CGN* grau	*cgN* *CGN* grau
CGN *CgN* grau	*CgN* *CgN* schwarz	*cGN* *CgN* grau	*cgN* *CgN* schwarz
CGN *cGN* grau	*CgN* *cGN* grau	*cGN* *cGN* albino	*cgN* *cGN* albino
CGN *cgN* grau	*CgN* *cgN* schwarz	*cGN* *cgN* albino	*cgN* *cgN* albino

Also überall wo *CGN* ist grau, wo *CN* ist schwarz und wo *C* ist weiß, das sind 9 graue : 3 schwarze : 4 albino.

Um für ein Beispiel aus dem Pflanzenreich wenigstens die Zahlen zu geben, so liegt genau der gleiche Fall vor, wenn rote Salvia horminum mit weißen gekreuzt werden, die den Faktor für Purpur ohne Komplement besitzen. Da in diesem Fall — umgekehrt wie bei den

Mäusen — der vom Albino eingeführte Purpurfaktor über rot epistatisch ist, so ist F_1 purpurn. Die Neuheit tritt also schon in F_1 auf; in F_2 findet dann natürlich Spaltung in 9 purpurne : 3 rote : 4 Albinos statt. Als wirkliche Zahlen fanden Bateson, Miss Saunders und Punnett 314 purpurne, 117 rote und 148 weiße, also sehr genau das erwartete Resultat.

Für die gleiche Erscheinung ließen sich noch mancherlei Beispiele aus dem Tier- wie Pflanzenreich anführen. Nur eines sei noch gegeben, um auch einmal mit dem Trihybridismus in Berührung zu kommen. Bei Ratten finden sich ganz ähnliche, wenn auch einfachere Erblichkeitsverhältnisse der Haarfarbe wie bei Mäusen. Bei diesen haben wir bisher nur ganzfarbige Tiere betrachtet; neben ihnen kommen aber bekanntlich auch Schecken vor und diese Scheckung beruht auf einer selbständigen Erbeinheit. Bei Ratten gibt es nun einen besonders charakteristischen Scheckungstypus, bei dem Kopf und Hals gefärbt sind, der weiße Körper aber nur einen farbigen Längsstreifen am Rücken, die Fahne, besitzt (s. Fig. 111 S. 324). Die Albinos der Ratte können nun wieder wie bei den Mäusen die Anlage einer bestimmten Farbe tragen, und so auch, wie ebenfalls bei den Mäusen, den Scheckungsfaktor, der in so viel verschiedenen Typen vorliegen kann, als es Farben gibt. Kreuzt man also einen Albino, der von schwarzgescheckten Vorfahren stammt, mit einer grauen Ratte, so haben wir folgende Erbformeln: Der Albino enthält den Schwarzfaktor *N*, der wie bei den Mäusen wieder gegen grau hypostatisch ist, ferner den Scheckungsfaktor *t*, der gegenüber der Ganzfarbigkeit *T* (totaliter) sich rezessiv verhält, aber es fehlt ihm das Komplement. Die graue Ratte besitzt das Komplement *C*, ferner den Graufaktor *G*, den hypostatischen Schwarzfaktor *N* und den Faktor für Ganzfarbigkeit *T*. Der Albino heißt also *Ntcg*, die Wildratte *NTCG*. F_1 muß deshalb wieder ebenso aussehen, wie die wildfarbige Ratte. In F_2 muß dann die Spaltung nach dem Schema für 3 Eigenschaftspaare vor sich gehen, da ja *N* beiden Eltern zukommt. Die Gameten sind danach:

NTCG, NTCg, NTcG, NtCG, NTcg, NtCg, NtcG, Ntcg.

Ihre Kombination muß folgendes ergeben:

NTCG *NTCG* grau 1	*NTCg* *NTCG* grau 2	*NTcG* *NTCG* grau 3	*NtCG* *NTCG* grau 4	*N Tcg* *NTCG* grau 5	*NtCg* *NTCG* grau 6	*NtcG* *NTCG* grau 7	*Ntcg* *NTCG* grau 8
NTCG *NTCg* grau 9	*NTCg* *NTCg* schwarz 1	*NTcG* *NTCg* grau 10	*NtCG* *NTCg* grau 11	*NTcg* *NTCg* schwarz 2	*NtCg* *NTCg* schwarz 3	*NtcG* *NTCg* grau 12	*Ntcg* *NTCg* schwarz 4
NTCG *NTcG* grau 13	*NTCg* *NTcG* grau 14	*NTcG* *NTcG* Albino 1	*NtCG* *NTcG* grau 15	*NTcg* *NTcG* Albino 2	*NtCg* *NTcG* grau 16	*NtcG* *NTcG* Albino 3	*Ntcg* *NTcG* Albino 4
NTCG *NtCG* grau 17	*NTCg* *NtCG* grau 18	*NTcG* *NtCg* grau 19	*NtCG* *NtCG* Grauscheck 1	*NTcg* *NtCG* grau 20	*NtCg* *NtCG* Grauscheck 2	*NtcG* *NtCG* Grauscheck 3	*Ntcg* *NtCG* Grauscheck 4
NTCG *NTcg* grau 21	*NTCg* *NTcg* schwarz 5	*NTcG* *NTcg* Albino 5	*NtCG* *NTcg* grau 22	*NTcg* *NTcg* Albino 6	*NtCg* *NTcg* schwarz 6	*NtcG* *NTcg* Albino 7	*Ntcg* *NTcg* Albino 8
NTCG *NtCg* grau 23	*NTCg* *NtCg* schwarz 8	*NTcG* *NtCg* grau 24	*NtCG* *NtCg* Grauscheck 5	*NTcg* *NtCg* schwarz 7	*NtCg* *NtCg* Schwarzscheck 1	*NtcG* *NtCg* Grauscheck 6	*Ntcg* *NtCg* Schwarzscheck 2
NTCG *NtcG* grau 25	*NTCg* *NtcG* grau 26	*NTcG* *NtcG* Albino 9	*NtCG* *NtcG* Grauscheck 7	*NTcg* *NtcG* Albino 10	*NtCg* *NtcG* Grauscheck 8	*NtcG* *NtcG* Albino 11	*Ntcg* *NtcG* Albino 12
NTCG *Ntcg* grau 27	*NTCg* *Ntcg* schwarz 9	*NTcG* *Ntcg* Albino 13	*NtCG* *Ntcg* Grauscheck 9	*NTcg* *Ntcg* Albino 14	*NtCg* *Ntcg* Schwarzscheck 3	*NtcG* *Ntcg* Albino 15	*Ntcg* *Ntcg* Albino 16

Da alle Formen mit sämtlichen Dominanten grau sind, alle die *c* tragen, Albinos sind, alle die *T* tragen, ganzfarbig und die, die nur *t* haben, Schecken, *N* schließlich immer von *G* verdeckt wird, sodaß nur die Formen mit *g* schwarz sein können, ergibt sich das Verhältnis von 27 Grauen : 9 Grauschecken : 9 Schwarzen : 3 Schwarzschecken : 16 Albinos.

In den angeführten Fällen trat die Neuheit erst in F_2 auf. Es lassen sich natürlich unter den gleichen Voraussetzungen, also der, daß einem der Eltern ein Faktor zu einer durch das Zusammenwirken von zwei Faktoren bedingten Eigenschaft fehlt, auch Kreuzungen ausführen, bei denen die Neuheit schon in F_1 auftritt. Wird eine schokoladefarbige Maus mit einem Albino gekreuzt, der von schwarzer Herkunft ist, so ist F_1 abweichend von den beiden Eltern schwarz, da ja der Schwarzfaktor des Albinos mit dem Komplement zusammentrifft und schwarz (*N*) ein gleichzeitig vorhandenes braun (*n*) zudeckt.

In den letzten Beispielen kam die Neuheit in F_1 oder F_2 dadurch zustande, daß bei der Gametenkombination der von dem einen Elter eingeführte unsichtbare Farbfaktor mit dem zugehörigen Komplement zusammentraf. Es wäre nun aber auch ganz gut denkbar, daß es einen Albino geben könnte, der anstatt des Komplementes den Farbfaktor verloren hat, sodaß man nun Albinos unterscheiden könnte, die Farbe ohne Komplement und solche, die Komplement ohne Farbe besitzen. Würde man sie kreuzen, so käme in F_1 Farbe und Komplement zusammen und man stände vor der absonderlichen Tatsache, daß aus zwei ungefärbten Eltern farbige Nachkommenschaft entstünde. Und von solchen Fällen sind in der Tat auch bereits eine Anzahl bekannt. Das schönste Beispiel aus dem Tierreich ist das von Bateson für die Kreuzung von zwei weißen Hühnerrassen ermittelte, die allerdings keine Albinos sind, da ihnen das Pigment nicht vollständig fehlt, vielmehr auch im Gefieder in Form minutiöser grauer Flecken auftritt. Die beiden hier in Betracht kommenden Rassen, das weiße Seidenhuhn und ein weißer Stamm eigener Zucht Batesons haben ein rezessives Weiß, während es bei anderen Rassen auch Weiß gibt, das über Farbe dominiert. Die Kreuzung dieser beiden Rassen ergab nun in F_1 ausschließlich farbige Individuen (113 Stück), etwa von der Farbe des wilden Ahnen

der Haushühner Gallus bankiva. Die Erklärung ist nach dem oben gesagten die, daß die eine Rasse den Farbfaktor ohne Komplement und die andere das umgekehrte enthielt. Wenn der Faktor für die braune Wildfarbe *B* (brunus) ist und für das Komplement wieder *C*, hieß der eine Elter *Bc*, der andere *bC*, der Bastard also *BCbc*. In F_2 ist demnach eine Spaltung im Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 zu erwarten. Von diesen haben aber nur $^9/_{16}$ beide Dominanten, die anderen ja nur eine oder keine. Es können also nur jene $^9/_{16}$ gefärbt sein, das Resultat muß sein 9 gefärbte : 7 weiße und das war auch der Fall. Es ist klar, daß von diesen $^7/_{16}$ weißen nur $^1/_{16}$ rein ist, sodaß aus den übrigen durch geeignete Kreuzungen wieder farbige erhalten werden können. Ehe die richtige Erklärung bekannt war, konnte man glauben, hier einen Beweis gegen die Reinheit der Gameten zu haben: die sog. ausgewählten weißen von F_2 enthielten sichtlich noch Farbcharakter (in kryptomerem Zustand, wie es Tschermak nennt). Die gegebene Erklärung zeigt, daß es in der Tat bei $^6/_{16}$ so sein muß.

Für die Spaltung in F_2 bei diesem Beispiel liegen noch keine genauen Zahlen vor, wohl ist das aber bei den pflanzlichen Objekten der Fall, die die gleiche Erscheinung zeigen. So entstanden bei Kreuzung von zwei weißblühenden Rassen der spanischen Wicke Lathyrus odoratus in F_1 nur purpurne Blüten, wie sie die wilde Stammform besitzt und in F_2 trat Spaltung in 9 gefärbte : 7 weißen ein. Als wirkliche Zahlen geben Bateson, Miss Saunders und Punnett 382 gefärbte : 269 weiße an.

Und nun wenden wir uns einer dritten Möglichkeit zu, die das Erscheinen von Neuheiten bei Bastardierung erklärt und sich enge an die oben besprochene Erscheinung der echten Latenz durch Epistase anschließt. Wir haben gesehen, daß zwei dominante Faktoren sich entweder zu einer gemeinsamen Neuschöpfung vereinigen können (Walnußkamm) oder aber, daß der eine den anderen zudeckt, epistatisch ist (graue Mäuse mit hypostatischem schwarz), und nun begegnen wir einem Fall, der einigermaßen in der Mitte steht, nämlich daß ein dominanter Faktor den andern epistatisch verändert. Es hat sich gezeigt, daß gewisse einander nahestehende Farben so zusammenhängen, daß die eine einen Sättigungsgrad der anderen darstellt resp. umgekehrt betrachtet, die

eine einen Verdünnungsgrad der anderen. Und zwar ist das nicht etwa eine Fiktion, sondern eine Tatsache, die auf der Pigmentverteilung beruht. Wenn z. B. bei Mäusen das schwarze Haarpigment dicht angeordnet ist, so erscheint das satte schwarz, ist es locker geordnet, so erscheint ein Blauschwarz und diese Differenzen beruhen auf der An- resp. Abwesenheit eines die Pigmentverteilung regulierenden dominanten Faktors, des Sättigungsfaktors *S* (saturator). Ist er also mit dem Schwarzfaktor *N* verbunden, so verwandelt er dies Schwarz durch epistatische Mitbewirkung in tiefschwarz; kommt er zu einer braunen Farbe hinzu, von der wir schon früher erfuhren, daß sie gleich dem Fehlen von schwarz *n* ist, so sättigt er sie zu schokoladebraun, fehlt er, so verdünnt er sie zu hellbraun, auch silberfalb genannt. Daraus ergibt sich nun natürlich, daß in der allerverschiedensten Weise Neuheiten auftreten können, wenn eines der Eltern den *S*-Faktor hat und er dem anderen fehlt oder wenn gar dieser Faktor mit Fehlen der Farbe beim Albino verbunden ist. Ein Beispiel illustriere das Resultat: Miss Durham kreuzte schwarze Mäuse mit Silberfalben. Die schwarzen enthalten, wie wir hörten, den Schwarzfaktor *N* und den Sättigungsfaktor *S*, die Silberfalben den Schokoladefaktor (gleich kein schwarz) *n* und den Verdünnungsfaktor *s*. F_1 ist also schwarz *N S ns*. F_2 muß aber Spaltung nach dem Schema des Dihybridismus geben in die 4 Phaenotypen *N S*, *N s*, *n S*, *n s* im Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1. Tiere, die *N S* enthalten, sind wieder schwarz, solche mit *N s* haben verdünntes schwarz oder blau, *n S* sind sattes braun oder Schokolade und *n s* bedeutet verdünntes braun oder silberfalb. Es müssen also in F_2 blaue und schokoladefarbige neu auftreten. Das wirkliche Resultat aber war:

67 schwarze : 21 blaue : 20 schokoladefarbige : 5 silberfalbe.

Es ist klar, daß genau das gleiche Resultat entstehen muß, wenn eine blaue mit einer schokoladefarbigen Maus gekreuzt wird, da hier die schokoladefarbige den Sättigungsfaktor und die blaue den Schwarzfaktor mitbringt. In der Tat gab diese Kreuzung:

44 schwarze : 17 blaue : 17 schokoladefarbige : 8 silberfalbe.

Natürlich muß, wie gesagt, das Auftreten der Neuheit noch komplizierter sein, wenn einer der Eltern ein Albino ist. So kreuzte Miss

Durham eine blaue Maus mit einem Albino schokoladefarbiger Herkunft. Erstere enthält wie gesagt den Schwarzfaktor *N* mit dem Verdünnungsfaktor *s*, wozu bei Betrachtung gegenüber dem Albino noch das Farbkomplement *C* gezählt werden muß, das dem Albino fehlt. Dieser hat demnach *n* die Schokoladefarbe, *S* den Sättigungsfaktor und *c* kein Komplement. F_1 lautet also *NC Sncs*, ist also schwarz, zeigt mithin bereits eine Neuheit. In F_2 muß dann eine Spaltung nach dem Schema des Trihybridismus eintreten, wobei bekanntlich 8 Phaenotypen auftreten, die unter 64 Individuen den Charakter zeigen:

27 *NC S* : 9 *NCs* : 9 *Nc S* : 9 *nC S* : 3 *Ncs* : 3 *nCs* : 3 *nc S* : 1 *ncs*

27 *NC S* bedeutet aber schwarz gefärbt gesättigt = schwarz,

9 *NCs* bedeutet schwarz gefärbt verdünnt = blau,

9 *Nc S* bedeutet schwarz farblos gesättigt = Albino (mit unsichtbarem schwarz),

9 *nC S* bedeutet braun, farbig gesättigt = schokolade,

3 *Ncs* bedeutet schwarz ungefärbt verdünnt = Albino (mit unsichtbarem blau),

3 *nCs* bedeutet braun farbig verdünnt = Silberfalb,

3 *nc S* bedeutet braun ungefärbt gesättigt = Albino (mit unsichtbarem schokolade),

1 *ncs* bedeutet braun ungefärbt verdünnt = Albino (mit unsichtbarem silberfalb).

Es müssen also gebildet werden:

27 schwarze : 9 blaue : 9 schokoladefarbige : 3 Silberfalbe : 16 Albinos

Es erschienen in Wirklichkeit:

33 schwarze : 10 blaue : 8 schokoladefarbige : 2 Silberfalbe : 12 Albinos.

Wir können diese Erscheinungsgruppe nicht verlassen, ohne wenigstens noch kurz den bekanntesten Fall gleicher Art aus dem Pflanzenreich namhaft gemacht zu haben, der deshalb besonders interessant ist, weil er diese Erscheinung des Sättigungsfaktors mit der vorher besprochenen Gruppe der „Reversion" oder Rückschlag vereinigt, wie man das Auftreten der braunen Hühner in F_1 nach Kreuzung zweier

weißen auch nennt. Wir erwähnten oben schon bei jener Reversionserscheinung, also der Verteilung zweier komplementärer Faktoren auf beide Eltern, derart, daß jeder einen besitzt und einen nicht, die Kreuzung weißblühender Lathyrusrassen, die in F_1 purpur ergeben, in F_2 aber in 9 farbige : 7 weißen spalten. Die 9 farbigen waren aber in diesem Fall nicht einheitlich, sondern bestanden teils aus purpurnen, teils aus roten. Die Erklärung erscheint nunmehr sehr einfach, das es naheliegt, in dem purpur ein gesättigtes rot zu sehen. Der eine der Eltern enthielte dann, entsprechend wie bei jenen weißen Hühnern, den Rotfaktor *R* (ruber) aber kein Komplement *c* und den Sättigungsfaktor *S*, der andere aber keinen Rotfaktor *r*, dafür das Komplement *C* und keinen Sättigungsfaktor *s*. F_1 mit den drei Dominanten ist also purpur. In F_2 erscheinen nach dem Schema des Trihybridismus wieder 8 Phaenotypen von dem Aussehen:

27 *RC S* : 9 *RCs* : 9 *Rc S* : 9 *rC S* : 3 *Rcs* : 3 *rCs* : 3 *rc S* : 1 *rcs*.

Die 27 *RC S* sind wieder purpurn, die 9 *RCs* sind rot, da sie Farbe mit Komplement aber die Verdünnung haben; alle anderen aber haben entweder Farbe oder Komplement, nie beides, sind also weiß. Das Verhältnis ist somit 27 purpurne : 9 roten : 28 weißen. Tatsächlich erhielten Bateson und Miss Saunders in einem Versuch

315 purpurne : 112 roten : 346 weißen.

Endlich sei noch ein sehr merkwürdiger Fall des Auftretens von Neuheiten nach Bastardierung genannt, der bei Bohnenkreuzungen übereinstimmend von Tschermak und Shull gefunden und durch Shull aufgeklärt wurde, zu dem bisher aber ein Analogon aus dem Tierreich fehlt. Es handelt sich darum, daß bei Kreuzung schwarzer mit weißen Bohnenrassen F_1 gesprenkelt war und in F_2 neben schwarzen und weißen noch braune, schwarzgesprenkelte und braungesprenkelte auftraten. Die Erklärung ist eine sehr merkwürdige: Es gibt einen Sprenkelungsfaktor *M* (maculosus), der nur dann wirken kann, wenn er sich heterozygot findet, also *Mm*, sodaß alle in diesem Faktor heterozygoten Individuen gesprenkelt sind. Die anderen Farben sind nach der uns bekannten Art so zu erklären, daß ein Farbfaktor für braunes Pigment *P* vorliegt und ein Sättigungsfaktor *S*, der das braun zu

schwarz vertieft. Die Eltern sind also $PSM \times psm$, F_1 $PpSsMm$ also schwarzgesprenkelt. Die Gameten davon lauten:

PSM, PSm, PsM, pSM, Psm, pSm, psM, psm.

PSM *PSM* schwarz 1	*PSm* *PSM* schwarzgespr. 1	*PsM* *PSM* schwarz 2	*pSM* *PSM* schwarz 3	*Psm* *PSM* schwarzgespr. 2	*pSm* *PSM* schwarzgespr. 3	*psM* *PSM* schwarz 4	*psm* *PSM* schwarzgespr 4
PSM *PSm* schwarzgespr. 5	*PSm* *PSm* schwarz 5	*PsM* *PSm* schwarzgespr. 6	*pSM* *PSm* schwarzgespr. 7	*Psm* *PSm* schwarz 6	*pSm* *PSm* schwarz 7	*psM* *PSm* schwarzgespr. 8	*psm* *PSm* schwarz 8
PSM *PsM* schwarz 9	*PSm* *PsM* schwarzgespr. 9	*PsM* *PsM* braun 1	*pSM* *PsM* schwarz 10	*Psm* *PsM* braungespr. 1	*pSm* *PsM* schwarzgespr. 10	*psM* *PsM* braun 2	*psm* *PsM* braungespr. 2
PSM *pSM* schwarz 11	*PSm* *pSM* schwarzgespr. 11	*PsM* *pSM* schwarz 12	*pSM* *pSM* weiß 1	*Psm* *pSM* schwarzgespr. 12	*pSm* *pSM* weiß 2	*psM* *pSM* weiß 3	*psm* *pSM* weiß 4
PSM *Psm* schwarzgespr. 13	*PSm* *Psm* schwarz 13	*PsM* *Psm* braungespr. 3	*pSM* *Psm* schwarzgespr. 14	*Psm* *Psm* braun 3	*pSm* *Psm* schwarz 18	*psM* *Psm* braungespr. 4	*psm* *Psm* braun 4
PSM *pSm* schwarzgespr. 15	*PSm* *pSm* schwarz 15	*PsM* *pSm* schwarzgespr. 16	*pSM* *pSm* weiß 5	*Psm* *pSm* schwarz 16	*pSm* *pSm* weiß 6	*psM* *pSm* weiß 7	*psm* *pSm* weiß 8
PSM *psM* schwarz 17	*PSm* *psM* schwarzgespr. 17	*PsM* *psM* braun 5	*pSM* *psM* weiß 9	*Psm* *psM* braungespr. 5	*pSm* *psM* weiß 10	*psM* *psM* weiß 11	*psm* *psM* weiß 12
PSM *psm* schwarzgespr. 18	*PSm* *psm* schwarz 18	*PsM* *psm* braungespr. 6	*pSM* *psm* weiß 13	*Psm* *psm* braun 6	*pSm* *psm* weiß 14	*psM* *psm* weiß 15	*psm* *psm* weiß 16

Da in der Kombination nur die Formen, die *Mm* enthalten, gesprenkelt sind, alle die *P S* enthalten schwarz, und *Ps* braun, die mit nur *p* weiß sind, so ergibt sich das Verhältnis von 18 schwarzen : 18 schwarzgesprenkelten : 6 braunen : 6 braungesprenkelten : 16 weißen. Die wirklichen Zahlen Shulls sind 273 schwarze, 287 schwarzgesprenkelte, 109 braune, 79 braungesprenkelte, 265 weiße. Betrachtet man diesen Fall übrigens genauer, so ist er gar nicht so kompliziert. Wir wissen von früher her, daß die blaue Farbe des Andalusierhuhns nur heterozygot besteht und auch sie beruht ja auf einer äußerst feinen Sprenkelung. Es liegt also vielleicht eine Kombination dieser Erscheinung mit einem Trihybridismus vor, die man durch geeignete Bastardkombination der Eltern der Andalusierhühner mit anderen Rassen vielleicht imitieren könnte.

Noch auf eine Möglichkeit des Auftretens von Neuheiten nach Bastardierung, allerdings bei sehr weiter Fassung des Begriffs der Neuheit, sei kurz hingewiesen. Wird eine Fasanenhenne mit einem gewöhnlichen Haushahn gekreuzt, so zeigen die Bastarde im männlichen Geschlecht den charakteristischen Schwanzschmuck des Fasans in einer gewissen Ausbildung. Die Fasanenhenne vermag also, worauf schon Darwin hinwies, die sekundären Geschlechtscharaktere des Männchens, die natürlich bei ihr unsichtbar sind, zu übertragen, sie besitzt sie in latentem Zustand. Derartige geschlechtliche Latenz ist aber in beiden Geschlechtern weit verbreitet. So wird gutes Eierlegen bei Hühnerschlägen durch den Hahn in eine Kreuzung eingeführt (Pearl), starke Milchproduktion von Kühen durch den Stier, die Länge des Griffels weiblicher Primelblüten durch den Pollen. Bei ungekünstelter Auffassung des Wesens der sekundären Geschlechtscharaktere hat das gar nichts so wunderbares: Die betreffenden Erscheinungen sind der Gesamtart zukommende Charaktere, deren Ausbildung, wie experimentell erwiesen, von der Anwesenheit der homologen Geschlechtsdrüsen abhängig sein kann. Und zwar trifft das in gleicher Weise für beide Geschlechter zu. Männliche durch parasitische Rhizocephalen kastrierte Krabben nehmen den charakteristischen weiblichen Habitus an (G. Smith). Männliche Eunuchen gewisser Kasten (der Skopzen) zeigen u. a. die typisch-weibliche Form der Behaarung des mons

veneris (Tandler und Grosz). Alte Hennen aber werden hahnenfederig.

Es gibt aber auch Erscheinungen im Zusammenhang mit der geschlechtlichen Latenz, die darauf hindeuten, daß sie mit Mendelschen

Fig. 103. Oben Papilio memnon ♂, unten ♀ forma Laomedon nach De Meijere.

Verhältnissen zusammenhängen kann. Es wurden schon früher einmal die tropischen Schmetterlinge erwähnt, bei denen die gleiche Art im männlichen Geschlecht ein Kleid, im weiblichen drei verschiedene Kleider besitzt: zu dem Papilio memnon gehören die drei Arten von

Weibchen P. achates, agenor, Laomedon (Fig. 103, 104). Aus der Zucht dieser Schmetterlinge ergab sich nun, daß jede Weibchenart nur eine oder zwei Weibchenformen erzeugen kann, ebenso aber das Männ-

Fig. 104. Oben Pap. memn. ♀ forma Agenor, unten ♀ forma Achates. Nach De Meijere.

chen latent die Anlage zu zwei bestimmten Weibchenformen enthält. Es kann somit die normale Befruchtung eine Kreuzung sein, und die Zahlen für das Auftreten verschiedener Weibchenarten in den

Zuchten Jacobsons konnten von De Meijere in Mendelschem Sinn interpretiert werden. Doch sind die Verhältnisse noch nicht so klar, daß wir sie mit den besprochenen Beispielen mendelnder Latenz in eine Linie stellen könnten. Sie haben aber für andere Fragen eine große Bedeutung und wir werden ihnen daher bald wieder begegnen.

Wir haben nunmehr die verschiedensten Modi des Auftretens von Neuheiten im Bastard und zwar sowohl in F_1 wie in F_2 kennen gelernt. Sie konnten zustande kommen 1. durch echte Latenz, indem vorhandene Merkmale durch Dominanz oder Epistasis verdeckt waren und erst bei der geeigneten Kombination durch Spaltung frei wurden. 2. Durch das Bedingtsein einer Eigenschaft von zwei Faktoren, von denen entweder der eine einem der Eltern fehlte und dann bei Bastardierung vom anderen Elter hinzugefügt wurde, oder aber, von denen jeder der Eltern nur den einen oder den anderen besaß; oder aber es war bei einem der Eltern ein Faktor vorhanden, der im stande ist, einen anderen Faktor abzuändern und endlich die zwei Faktoren sind ein Eigenschaftspaar, das nur in heterozygotem Zustand wirkt. Es ist klar, daß durch das Zusammenwirken derartiger verschiedener Eigenschaftsverursacher schließlich das Gesamtbild der Erbeigenschaften einer Rasse zu stande kommen muß und daß es daher auch die Aufgabe der weiteren Forschung sein muß, die einzelnen Tier- und Pflanzenformen so zu analysieren, daß man für ihre Zusammensetzung aus mendelnden Eigenschaften Erbformeln aufstellen kann, aus denen dann ohne weiteres das zu erwartende Resultat irgend einer Bastardierung abzulesen ist. Auf diesem Weg ist man für manche Tier- und Pflanzenformen schon ziemlich weit gekommen. Ehe wir aber davon ein Weniges kennen lernen, wollen wir das Bild der Spaltungsgesetze noch durch das Studium einiger interessanter Besonderheiten abrunden.

Fünfzehnte Vorlesung.

Die Verursachung einer Eigenschaft durch mehrere selbständige Faktoren. Gametenkoppelung, falscher Allelomorphismus und geschlechtsbegrenzte Vererbung. Die Analyse der Erbeinheiten und die Erbformeln.

Die interessanten Mendelfälle, die in der letzten Vorlesung besprochen wurden, hatten alle das Gemeinsame, daß nach Bastardierung Charaktere zutage traten, deren Vorhandensein sonst nicht zu bemerken war. Hand in Hand damit ging es, daß bei der Spaltung Zahlenverhältnisse auftraten, die von den klassischen Zahlen irgendwie abwichen, wie 9 : 3 : 4, 9 : 7 statt 9 : 3 : 3 : 1 oder 27 : 9 : 28 statt 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1. Diese Vorlesung soll sich nun zunächst mit weiteren Fällen beschäftigen, in denen von der Norm abweichende Zahlenverhältnisse auftreten, ohne daß sie durch unsichtbare Eigenschaften ihre Erklärung finden. Es sind relativ wenige Fälle solcher Art, die bisher bereits eine befriedigende Lösung erfahren haben. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß gerade hier noch mancherlei Entdeckungen zu erwarten sind.

An die Spitze dieses Tatsachenkomplexes können wir nun eine Erscheinung stellen, die sich in einem Punkt eng an die Tatsachen anschließt, die wir in der letzten Vorlesung kennen lernten. Wir sahen, daß eine und dieselbe Eigenschaft von mehreren Faktoren bedingt sein konnte, so die Farbe von der gleichzeitigen Anwesenheit eines Farbfaktors und eines Komplements. Nilsson-Ehle hat nun die Entdeckung gemacht, daß es solche Eigenschaften gibt, die von mehreren Erbeinheiten bedingt werden, von denen aber jede einzelne für sich allein auch die betreffende Eigenschaft verursachen kann. Bei der Kreuzung von Haferrassen mit schwarzen Spelzen mit solchen mit weißen (richtiger grauweißen, da es sich um diese zwei Farben handelt; hier wird das grau nicht mit berücksichtigt) erwies sich schwarz als dominant und F_2 spaltete typisch im Verhältnis 3 : 1. Bei gewissen Rassen nun war das aber nicht der Fall; bei der Spaltung traten vielmehr viel zu viele schwarze Individuen auf, nämlich bei einem Versuch 630 schwarze : 40 weiße. Das ist ein Verhältnis von 15,8 schwarz :

1 weiß. Dies führte auf die Idee, daß es sich um das Verhalten 15 : 1 handeln könne, also einen absonderlichen Fall dihybrider Kreuzung. Das Verhältnis wäre sofort erklärt, wenn man annimmt, daß die schwarze Spelzenfarbe von zwei Schwarzfaktoren bedingt ist, von denen jeder einzelne ebenso wie beide zusammen schwarz ergeben. Der schwarze Hafer enthielte dann *N* (niger) und *M* (melas), die beiden Schwarzfaktoren (neben dem hier zu vernachlässigenden grau), der weiße Hafer *n* und *m*. F_1 wäre schwarz *NM nm* und F_2 würde spalten in:

NM *NM* 1	*Nm* *NM* 2	*nM* *NM* 3	*nm* *NM* 4
NM *Nm* 5	*Nm* *Nm* 6	*nM* *Nm* 7	*nm* *Nm* 8
NM *nM* 9	*Nm* *nM* 10	*nM* *nM* 11	*nm* *nM* 12
NM *nm* 13	*Nm* *nm* 14	*nM* *nm* 15	*nm* *nm* weiß 16

Da 15 von 16 Kombinationen einen der dominanten Schwarzfaktoren enthalten, nur 1 ausschließlich kleine Buchstaben aufweist, erklärt sich ohne weiteres das Verhältnis von 15 schwarz : 1 weiß. Der Beweis für die Richtigkeit der Interpretation wird natürlich aus dem Verhalten von F_3 und F_4 zu erkennen sein. Wenn schwarze F_2-Pflanzen durch Selbstbefruchtung in isolierter Parzellenkultur weiter gezüchtet werden, so muß es natürlich verschiedene Möglichkeiten geben. In den Kombinationen, die mindestens 3 große Buchstaben besitzen (1, 2, 3, 5, 9) muß ein jeder Gamet auch mindestens einen großen Buchstaben, also Schwarzfaktor mitbekommen, d. h. da sämtliche Gameten schwarz tragen, muß die Nachkommenschaft ausschließlich schwarz sein; das gleiche muß bei den Kombinationen 6 und 11 der Fall sein, da sie ja

homozygot sind, mithin rein weiterzüchten. Von $^7/_{16}$ der F_2-Pflanzen muß somit bei Selbstbefruchtung rein schwarze Nachkommenschaft erhalten werden. In der Tat ergaben bei isoliertem Anbau der einzelnen F_2-Pflanzen auf getrennten Parzellen 17 von 43, also recht genau $^7/_{16}$, rein schwarze Nachkommenschaft. Weiter ist zu erwarten, daß sämtliche Kombinationen, in denen nur ein großer Buchstabe vorkommt, also die Rubriken 8, 12, 14, 15 des Kombinationsschemas, in F_3 in 3 schwarze : 1 weiße spalten, denn sie sind ja nur in einer Eigenschaft heterozygot, müssen also eine einfache monohybride Spaltung zeigen. In der Tat ergaben 11 von den 43 Pflanzen, mithin genau $^4/_{16}$ diese Spaltung, nämlich 428 schwarz : 120 weiß. Sodann ist zu erwarten, daß alle Kombinationen, die alle 4 Buchstaben *NMnm* enthalten, also 4, 7, 10, 13, im Verhältnis 15 : 1 spalten, denn sie haben ja die gleiche zweifach heterozygote Zusammensetzung wie der Bastard F_1. In der Tat ergaben 11 der 43 Parzellen, also wieder genau $^4/_{16}$ diese Spaltung, nämlich 715 schwarz : 39 weiß. Endlich müssen die Nachkommen der weißen F_2-Pflanzen rein weiterzüchten, was sie auch auf ihren 4 Parzellen taten. Die Interpretation des Resultats erwies sich somit als richtig. Und das gleiche war auch bei anderen analogen Fällen beim gleichen Objekt festzustellen, vor allen Dingen bei einer Kreuzung mit rotkörnigem Weizen, dessen Farbe durch 3 selbständige Einheiten bedingt ist, die die gleiche Eigentümlichkeit zeigen, sodaß in F_2 unter 64 Individuen sich 63 rote : 1 weißen finden. Hier interessiert uns dies Resultat nur wegen des abnormen Zahlenverhältnisses und seiner Erklärung; wir werden später weitere bedeutsame Tatsachen erfahren, die die gleichen Experimente ergaben und sehen, welche prinzipielle und weittragende Bedeutung ihnen zukommt.

Ein weiterer Fall des Auftretens abnormer Zahlenverhältnisse läßt sich zwar auch unter gewissen Suppositionen verstehen; diese sind aber nicht einfach mendelistischer und damit leicht kontrollierbarer Natur, wie in Nilsson-Ehles Fall. Die ganze Erscheinung von der noch nicht sehr viel bekannt ist, muß daher als noch nicht völlig klar betrachtet werden. Vielleicht wird sie sich einmal mit dem eben betrachteten Fall in Zusammenhang bringen lassen. Wir reden von dem, was man mit ihrem Entdecker Bateson als Gametenkoppelung bezeichnet.

Wir haben bereits in der letzten Vorlesung die interessante Kreuzung zwischen zwei weiß blühenden Lathyrus odoratus kennen gelernt, die in F_1 purpur ergeben und in F_2 in 27 purpur : 9 rot : 28 weiß spalteten, eine Erscheinung, die durch 3 Merkmalspaare ja auf das einfachste geklärt wurde. Es differierten nun die betreffenden Elternpflanzen noch in einem Merkmalspaar: die eine hatte längliche, die andre runde Pollenkörner. Erstere erwiesen sich als dominant und traten in F_1 auf, in F_2 hatten $^3/_4$ der Pflanzen lange, $^1/_4$ runde Körner. Diese verteilten sich aber auf die drei Gruppen von F_2-Pflanzen in ganz verschiedener Weise. Während bei den weißen Pflanzen das Verhältnis das normale war, hatten die purpurnen viel zu viele lange Körner, nämlich 12:1, während die roten Pflanzen zu viel runden Pollen besaßen, nämlich 3,2 mal so viel als langen. Wir erinnern uns nun, daß der Unterschied zwischen purpurnen und roten Blüten durch die Anwesenheit des Sättigungsfaktors *S* resp. seine Abwesenheit *s* hervorgerufen war. Da sich nun zeigte, daß die unregelmäßige Verteilung der Pollenkörner nur statt hatte, wenn die Pflanzen in diesem Faktor *S* heterozygot waren, so muß irgend eine feste Beziehung zwischen diesem und dem Pollenfaktor bestehen. Bateson stellt sie sich so vor, daß eine „Koppelung" besteht zwischen dem Sättigungsfaktor und der langen Pollenform, also den beiden Dominanten, und ebenso zwischen Verdünnung und rundem Pollen, den beiden Rezessiven, d. h. bei der Gametenbildung kommen jene beiden Faktoren besonders gern zusammen. Wenn er annimmt, daß sie 7mal so oft sich zusammenpaaren, als normalerweise geschehen sollte, werden seine wirklichen Zahlenresultate erklärt. In den Symbolen ausgedrückt bilden die heterozygoten Pflanzen *SsLl* (*L* = langer Pollen) nicht die Gameten 1 *SL* : 1 *Sl* : 1 *sL* : 1 *sl*, sondern die Gameten 7 *SL* : 1 *Sl* : 1 *sL* : 7 *sl*. In einem anderen studierten Fall erklärten die Zahlen 15 : 1 : 1 : 15 das Resultat, wir wollen aber uns ein weiteres Eingehen auf den Gegenstand ersparen, da er noch nicht genügend geklärt erscheint.

Wenn sich nicht eine andere Interpretation dieser Tatsachen mittels jener Nilsson-Ehleschen Entdeckungen wird finden lassen, bedeutet diese „Koppelung" in der üblichen Ausdrucksweise nichts anderes als eine Korrelationserscheinung. Wir haben früher schon kurz die Tat-

sache der festen Korrelation von Eigenschaften, wie blaue Augen und Taubheit, gestreift, und wenn wir ihr Wesen betrachten, so kann es uns nicht wundern, daß feste Korrelationen auch bei der Bastardierung eine Rolle spielen müssen. Wenn die Korrelation der Eigenschaften eine so feste ist, daß eine Trennung in keiner Weise möglich erscheint, dann ist ihre Betrachtung für die Bastardierungslehre eine sehr einfache: Die Eigenschaften verhalten sich dann so, wie wenn sie durch ein einziges Gen bedingt wären. Das ist etwa der Fall bei Mendels berühmtem Beispiel der gefärbten Samenschale und farbiger Blüte der Erbsen, bei der von De Vries mitgeteilten festen Verknüpfung von roter Blattnervatur mit haariger Beschaffenheit bei seiner Oenothera rubrinervis die feste Verknüpfung geschlitzter (laciniater) Laubblätter mit ebensolchen Blütenblättern bei Rubus, oder bei dem am Schluß dieser Vorlesung zu erwähnenden Fall des Gelbfaktors F der Mäuse, der das Pigment in den Haarspitzen ansammelt und gleichzeitig schwarze Augen bedingt, oder der von Bateson studierten festen Korrelation zwischen Hühnerkämmen und den Fleischlappen des Kopfes. (Unter Umständen läßt sich übrigens eine scheinbar feste Korrelation durch Bastardierung brechen.) In dem obigen Fall kam aber die Korrelation durch ein besonderes Verhalten der Gameten im Bastard zu stande, die als Koppelung bezeichnet wurde. Eine solche in einer Gametenkorrelation begründete Erscheinung kann nun in noch etwas anderer Weise auftreten, in Form dessen, was wieder Bateson als falschen Allelomorphismus bezeichnet hat. Er nennt so die Erscheinung, daß sich zwei selbständige Dominanten bei der Spaltung so verhalten als ob sie ein Merkmalspaar wären. Wenn im Bastard die Dominanten *A*, *B*, neben ihren Rezessiven *a*, *b* vorhanden sind, so verhält sich *A* zu *B* wie das dominante zu dem rezessiven Merkmal, d. h. sie werden bei der Gametenbildung stets von einander getrennt. Anders ausgedrückt besteht falscher Allelomorphismus darin, daß zwischen zwei Dominanten bei der Gametenbildung eine Repulsion stattfindet, sodaß sie nie gleichzeitig in eine Gamete gelangen. Die Kreuzung, bei der Bateson, Miss Saunders und Punnett dies Verhalten fanden, wurde wieder an den gleichen Lathyrus odoratus angestellt, bei denen nach Kreuzung zweier weißer Rassen in F_1 purpur entstand und in F_2 Spaltung in 27 purpur : 9 rot : 28 weiß. Es wurde

nunmehr ein weiteres Merkmal berücksichtigt, nämlich der umgekrempelte Charakter der Blütenfahne, den der eine weiße Elter zeigte. F_1 war dann purpur und hatte normale Fahne. (Es kann dabei hier außer

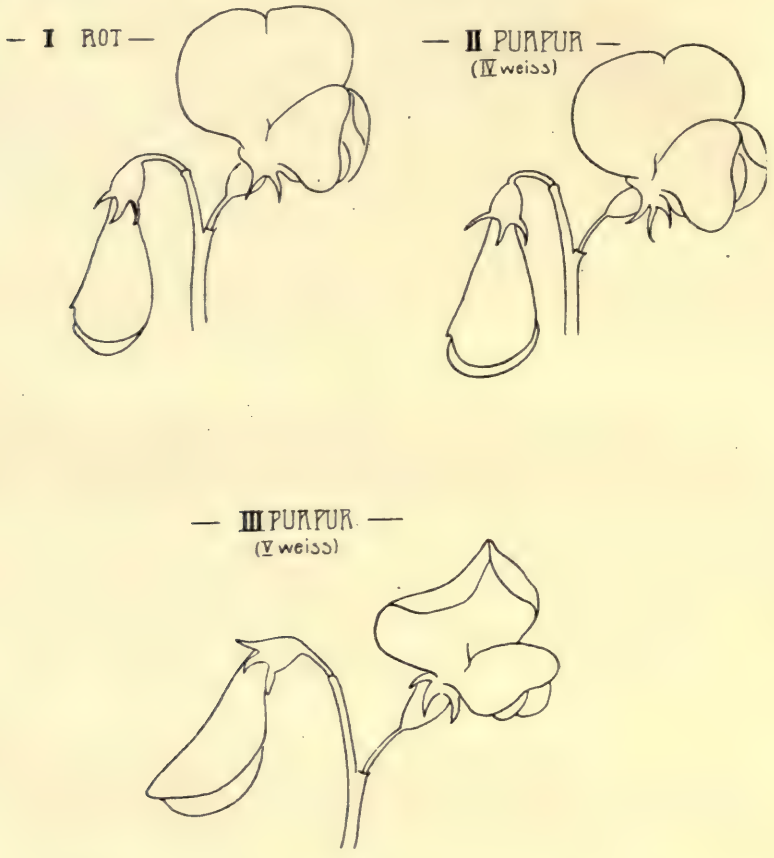


Fig. 105.
Die in F_2 auftretenden 5 Blütenformen (der Charakter der Ein- und Zweifarbigkeit bleibt unberücksichtigt) bei Kreuzung weißer umgekrempelter mit weißen aufrechten Lathyrus odoratus. Nach Bateson.

Betracht gelassen werden, daß bei normaler Fahne diese einen anderen Farbton hat als die übrige Blume, während die Blüte mit umgekrempelter Fahne einfarbig ist.) In F_2 mußten nun die drei entstehenden Farbtypen ja eigentlich mit normaler und umgekrempelter Fahne er-

scheinen. Für die purpurnen und weißen trifft das in der Tat zu. So waren unter 315 purpurnen F_2-Pflanzen 232 normal und 83 umgekrempelt, also das erwarteteVerhältnis 3 : 1. Die roten aber hatten alle ausnahmslos normale Fahnen. (Nebenstehende Skizze zeigt das Verhalten für die roten und purpurnen F_2-Blüten, für die weißen trifft das gleiche zu, Fig. 105.) Die Erklärung dafür ergibt sich unter der Annahme des falschen Allelomorphismus zwischen dem Sättigungsfaktor *S*, der rot zu purpur macht und dem Faktor *E* (erectus), der die normale aufrechte Fahne bedingt. Die Gameten können danach nur einen oder den anderen der beiden Faktoren tragen. Rote Blüten entstehen aber, wie wir schon wissen, wenn die Gameten nur *s* enthielten. Ist die Repulsion zwischen S und *E* vorhanden, so haben diese Gameten somit stets *E*. Es ist nun keine Kombination eines solchen Gameten, der also *RCsE* heißt, mit einem anderen möglich, der, wenn rot entsteht, umgekrempelte Fahne ergäbe, da ja das *E* immer über *e*, das Symbol für Umkrempelung, dominiert. Es müssen somit die $^9/_{64}$ rote Blüten normale aufrechte Fahnen haben. Für purpur aber sowohl wie weiß sind beide Kombinationen möglich. Es ergibt z. B. *RC Se* × *rcsE* purpurn-aufrecht, aber *RC Se* × *RC Se* purpurn-umgekrempelt. Der Charakter *Ee* wird also in F_2 im Verhältnis von 3 : 1 gespalten, aber nur innerhalb der purpurnen und weißen Pflanzen. Das wirkliche Resultat stimmt in der Tat genau mit solcher Erklärung:

Purpur aufrecht	:	Purpur umgekrempelt	:	Rot aufrecht	:	Weiß (beides)[1]:
232	:	83	:	112	:	346
315			:	112	:	346
			427		:	346

Das entspricht genau folgenden theoretischen Erwartungen:

1	:	27	:	36	:	112
108			:	36	:	112
27			:	9	:	28
			36		:	28
			9		:	7

[1] Bei den weißen sind nicht alle Zahlen für aufrechte und umgekrempelte getrennt gezählt.

Die Zahl der analysierten Fälle solcher negativen Gameten-Korrelation, die der falsche Allelomorphismus ja in gewissem Sinn darstellt, ist bis jetzt nur eine sehr geringe und auf das Pflanzenreich beschränkte. Es ist uns allerdings schon früher ein Fall begegnet, in dem sich zwei dominante Charaktere wie ein Allelomorphenpaar verhielten und bei der Gametenbildung getrennt wurden. Die Aglia tau weismanni, die die beiden dominanten Faktoren *FM* enthielt, die ihr bei ihrem Entstehen aus ferenigra × melaina zugeführt waren, verhielt sich als Heterozygote, indem *F* und *M* sich wie ein Merkmalspaar trennten. Es wäre wohl falsch, dies auch als unechte Allelomorphie zu bezeichnen. Das was hier vorliegt, ist vielmehr die Tatsache, wie wir schon hervorhoben, daß die Dominanz nicht eine absolute Erscheinung, das Vorhandensein von Etwas im Gegensatz zu seinem Fehlen, sondern eine relative Erscheinung ist. Durch die Schreibweise mit großen und kleinen Buchstaben dürfen wir uns nicht verleiten lassen, sie als den Ausdruck einer absoluten Wirklichkeit zu nehmen. Bei jenen Kreuzungen bedeutete *m* = nichtmelaina die Form tau und *f* = nichtferenigra auch die Form tau. Bei der Kreuzung ferenigra × melaina würde, wenn man die Symbolbezeichnung als eine relative anwendet, nun *M* melaina sein aber *m* nicht-melaina = ferenigra. Das Wesentliche ist eben doch, daß ein heterozygoter Zustand der ist, in dem die Anlagen auf die Gameten verteilt werden. Ist das wie hier der Fall, so darf man sich nicht durch Verwechslung der Buchstabensymbole mit Wirklichkeiten zu unnötigen komplizierten Annahmen verleiten lassen.

Trotzdem kommt der Erscheinung eine besonders große Bedeutung zu, weil man sie in geistreicher Weise dazu benutzt hat, eine der merkwürdigsten Tatsachen des Mendelismus zu erklären, die geschlechtsbegrenzte Vererbung. Wir werden später ausführlich das Problem der Geschlechtsbestimmung zu betrachten haben und dabei auch die Frage erörtern, ob das Geschlecht als eine mendelnde Eigenschaft betrachtet werden kann. Obwohl wir glauben, daß der Beweis dafür noch nicht erbracht ist, auch zunächst noch keine größere Wahrscheinlichkeit besitzt als andere Annahmen, müssen wir die hierher gehörigen Tatsachen doch im Zusammenhang mit der Besprechung des ganzen Sexualitätsproblems vorführen, um Wiederholungen zu vermeiden. Es sei

somit hier nur auf ihre später näher zu erörternde Beziehung zum falschen Allelomorphismus hingewiesen, wie auch auf die Bedeutung, die gerade diese Erscheinung für die Anwendung des Mendelismus auf den Menschen besitzt.

Wir haben zum Schluß der vorigen Vorlesung bereits betont, daß die Analyse der Erbeinheiten dazu führen muß, für jede Organismenart ihre gesamte erbliche Zusammensetzung aus trennbaren Eigenschaften, ihre Erbformeln, zu ermitteln. Am Schluß unseres gedrängten Überblicks über die Spaltungserscheinungen angelangt, wollen wir uns an zwei Beispielen noch den Gesamterfolg einer Bastardanalyse vorführen. Am weitesten ist man in dieser Beziehung natürlich bisher bei solchen Organismen gekommen, die aus irgend einem Grund ein besonders beliebtes Versuchsmaterial darstellen, wie im Tierreich Mäuse, Ratten, Meerschweinchen, Kaninchen, Hühner und im Pflanzenreich Erbsen, Bohnen, Getreide, Löwenmaul. Es ist klar, daß die durch solche Analyse aufgestellten Erbformeln allerdings immer etwas relatives an sich haben, indem weitere Forschung im stande ist, scheinbar einheitliche Eigenschaften wieder zu zerlegen. Aus dem was wir bereits über die Farbrassen der Mäuse erfahren haben, geht das recht deutlich hervor. Erst stand die Farbe als Einheit dem Albinismus gegenüber. Dann löste sich erstere in eine Reihe von sich verdeckenden Farben auf, diese wieder erwiesen sich als durch den Sättigungsfaktor beeinflußbar und durch zwei getrennte Faktoren bedingt, endlich zeigten sich die Albinos als unmerkliche Träger aller möglichen Farbeigenschaften. Und dabei sind uns durchaus noch nicht alle Möglichkeiten begegnet. Augenblicklich ist der Stand der Analyse der Farbe der Mäuserassen — ein Stand, der sich aber mit jeder neuen Untersuchung weiter kompliziert und das diene uns als Beispiel einer weitgehenden Erbanalyse — der, daß mindestens 6 Paare von Allelomorphen isoliert sind, deren verschiedenartige Kombination 64 reinzüchtende Rassen ergibt. Von diesen Allelomorphen sind uns 4 Paare schon begegnet, nämlich der Graufaktor *G* (richtiger der Faktor für die Anordnung der Haarpigmente in Ringeln), der Schwarzfaktor *N*, der Sättigungsfaktor *S* und das Farbenkomplement *C*. Dazu kommt nun nach Plate noch ein Faktor *F* (flavus), der für die Erklärung der gelben Rassen nötig ist. *F* bewirkt eine

reichliche Bildung dunkeln Pigments, das in allen nicht gelben Rassen vorhanden sein muss, *f* läßt die Haarspitzen hell bleiben, wodurch die gelben Farbtöne hervorgerufen werden. Endlich kommt dazu mindestens ein rezessiver Scheckungsfaktor *t* gegenüber der Ganzfarbigkeit *T* (totaliter), der sich natürlich mit all den vorhergegangenen verbinden kann. (Es gibt aber auch, wie schon erwähnt, einen dominanten Scheckungsfaktor, der somit weitere Komplikationen bedingt.) Es gibt also mindestens 32 gefärbte Rassen und 32 Arten Albinos, von denen erstere in der folgenden Tabelle verzeichnet sind.

C	*T*	*F*	*S*	*N*	*G*	gelbwildfarbig	schwarzäugig	ganzfarbig
					g	glänzendschwarz		
				n	*G*	zimtgelb		
					g	schokoladebraun		
			s	*N*	*G*	dunkelwildfarbig		
					g	blauschwarz		
				n	*G*	braungelb		
					g	Silberfalb		
		f	*S*	*N*	*G*	rötlich graugelb	rotäugig	
					g	gelbsilbern		
				n	*G*	gelb		
					g	weißgelb		
			s	*N*	*G*	graugelb		
					g	hellsilbern		
				n	*G*	hellgelb		
					g	hellweißgelb		
	t	*F*	*S*	*N*	*G*	gelbwildfarbig	schwarzäugig	gescheckt.
					g	glänzendschwarz		
				n	*G*	zimtgelb		
					g	schokoladebraun		
			s	*N*	*G*	dunkelwildfarbig		
					g	blauschwarz		
				n	*G*	braungelb		
					g	Silberfalb		
		f	*S*	*N*	*G*	rötlichgraugelb	rotäugig	
					g	gelbsilbern		
				n	*G*	gelb		
					g	weißgelb		
			s	*N*	*G*	graugelb		
					g	hellsilbern		
				n	*G*	hellgelb		
					g	hellweißgelb		

Von den gefärbten Rassen sind die Hälfte, die *t* enthalten, gescheckt, von den Albinos trägt ebenfalls die Hälfte unsichtbar den

Scheckungsfaktor. Von den 16 ganzfarbigen besitzt die Hälfte den Gelbfaktor *f*, hat also einen gelben Ton, mit dem immer pigmentfreie rote Augen verbunden sind, ebenso trägt die Hälfte der Albinos *f*. Die anderen 8 Arten sind ganzfarbig nichtgelb, haben also *F*, mit dem immer schwarze Augen verbunden sind und natürlich tragen auch die anderen 8 Albinos das gleiche. In beiden Gruppen, gelben wie nichtgelben, hat die Hälfte dann den Sättigungsfaktor *S*, die andere nicht; in jeder dieser Gruppen besitzt wieder die Hälfte den Schwarzfaktor *N* oder nicht, und unter diesen die Hälfte den Graufaktor *G* oder nicht. Es ergibt sich somit nach dem jetzigen Stand des Wissens, — und Plate erhielt bei 400 Kreuzungen nie ein anderes als das erwartete Resultat, ebenso wie Miss Durham und viele andere vorausgehende Forscher — die obige Zusammensetzung der gefärbten Mäuserassen, zu denen ebensoviele Albinos, gekennzeichnet durch *c* vor der Tabelle, gehören würden.

Aus dem Gesagten geht hervor, wie es der genaueren Analyse allmählich gelingen wird, die mendelnden Erbeinheiten so festzustellen, daß eine Tier- und Pflanzenrasse ähnlich wie ein chemischer Körper durch eine Formel ausgedrückt werden kann, ja man hat sogar bereits die Schreibweise chemischer Formeln einzuführen versucht (Castle). Das Mäusebeispiel zeigte uns einen Anfang in dieser Richtung, dem wir zum Schluß noch den Fall aus dem Pflanzenreich gegenüberstellen wollen, der als der bestanalysierte aller Mendelfälle gelten darf, die Erblichkeitsverhältnisse der Gartenvarietäten von dem Löwenmaul, Antirrhinum majus. Diese den Gärtnern in mehr als 100 Varietäten bekannte Form wurde von Miss Wheldale und Baur einer bewundernswerten Analyse unterzogen, die Baur bereits mit 22 selbstständig mendelnden Merkmalen bekannt machte, über deren 13 schon genauere Mitteilungen vorliegen. Die Erbformel jeder Pflanze würde also in Bezug auf diese bekannten Faktoren mindestens 13 Buchstaben enthalten, resp. wenn homozygote Charaktere auch doppelt geschrieben werden, stets 26 Buchstaben. Diese 13 Faktoren *A*—*R* sind im wesentlichen der gleichen Natur, wie wir sie bereits bei anderen Objekten kennen gelernt haben. Da ist ein Faktor, der dem Komplement unserer früheren Beispiele gleicht, dessen Anwesenheit die Färbung ermöglicht, dessen Abwesenheit stets weiße Blüten bewirkt. Da ist

ein Faktor, der dem Scheckungsfaktor entspricht, nur daß die Ganzfarbigkeit dominant, Scheckung rezessiv ist. (Bei Mäusen gibt es, wie wir erwähnten, ja sowohl dominante wie rezessive Scheckung). Die „Scheckung" besteht hier darin, daß die Blütenröhre bei sonst bunter Blüte elfenbeinfarbig ist (Delilaform). Da sind Faktoren, die vorhandene Farben verändern, zu vergleichen dem Sättigungsfaktor der Mäuse, verschiedenartige Farbfaktoren, deren jeweilige Kombination bestimmte Farben ergibt, Faktoren für besondere Blütenform, solche für grüne, gelbe oder blasse Blattfarbe, kurzum eine Menge Erbeinheiten, deren Zusammenspiel uns ohne weiteres verständlich sein muß, wenn wir alles bisher Besprochene kennen. Bei den wirklichen Kreuzungen wurden denn auch stets die Erwartungen erfüllt. Um dies nur an einem wirklichen Zahlenbeispiel zu demonstrieren, so wurde einmal eine Pflanze mit elfenbeinfarbiger normaler Blüte mit einer roten[1] pelorischen gekreuzt. F_1 war rotnormal. In F_2 trat die erwartete Spaltung im Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1 ein in

rot normal	133
rot pelorisch	43
elfenbein normal	45
elfenbein pelorisch	13.

Die Eltern waren also in 2 Eigenschaften verschieden, ihre Erbformeln waren:

ABCcDEfghlMNPR × *ABCDeFghlMNPR*,

wobei *C* der Elfenbeinfaktor ist, *E* der für normale Blüten. Alle anderen sind in beiden Pflanzen identisch, darunter ist das unumgängliche Farbkomplement *B* und der Faktor für Ganzfarbigkeit *D*; die nur rezessiven Faktoren *g* und *l* sind solche, die die Färbung verändern würden usw.

Es ist klar, daß auf diesem Wege die Erblichkeitsanalyse sehr weit getrieben werden kann: Baur glaubt mit 40—50 Faktoren die ganze Formenmannigfaltigkeit des Antirrhinum majus erklären zu können. Damit ist aber, wie er weiterhin ausführt, über die wirkliche Zahl der Einheiten nichts ausgesagt. Denn es können ja nur solche Einheiten festgestellt werden, die als Heterozygote erhalten werden können und

[1] Das Rot war das von Baur rot auf elfenbein genannte.

somit spalten. Man wird also nach anderen Wegen suchen müssen, auch solche Einheiten zu isolieren, die nur homozygot sich zeigen können. Dann aber kommt die wichtige Frage: Wie haben die verschiedenen Rassen ihre typischen Erbformeln erlangt, wie ist der Zusammenhang mit der Stammart, welches Licht wirft die Analyse der Erbfaktoren auf die zentrale Frage der Artbildung? Die Antwort auf solche Fragen steht bis jetzt noch aus, oder ist wenigstens erst in den bescheidensten Anfängen gegeben.

Sechzehnte Vorlesung.

Die Reinheit der Gameten. Konstante Bastardformen und die Möglichkeit ihres Nachweises. Mendelsche Interpretation scheinbar konstanter Bastarde. Mutation und Heterozygotie. Mutationskreuzungen. Biologie der Bastarde.

Wir haben nunmehr die wichtigsten Formen Mendelscher Spaltung kennen gelernt und müssen angesichts des überwältigenden Tatsachenmaterials, aus dem wir uns ja nur eine bescheidene Auswahl vorführen konnten, sagen, daß die Mendelschen Erwartungen in ganz staunenerregender Weise mit den wirklichen Resultaten übereinstimmen. Es soll damit allerdings nicht gesagt sein, daß es nicht auch Fälle gibt, die gewisse Abweichungen zeigen. Vor allem ist häufig beobachtet, daß die eine oder andere Kombination häufiger oder seltener als erwartet eintritt. So findet Bateson bei seinen Rosenkamm-Erbsenkammkreuzungen in F_2 manchmal zu wenig Walnußkämme. Darin ist aber in keiner Weise eine Durchbrechung der Regel zu sehen. Die Erwartung kommt ja immer unter der Voraussetzung zu stande, daß alle Gametenkombinationen sich in gleicher Zahl bilden. Die Gametenbildung ist aber ein Prozeß, der ebensogut einer natürlichen Fluktuation unterworfen ist, wie irgend ein anderer Vorgang. Es ist ja auch eine sehr häufige Erscheinung, daß in den Geschlechtsdrüsen Zellen in Mengen zu Grunde gehen. Der Zufall, der gerade die Zellen eines bestimmten Typus in größerer Zahl degenerieren läßt, kann natürlich auf solche Weise eine bedeutende Verschiebung Mendelscher Proportionen

bewirken. Es ist daher auf sie kein großer Wert zu legen, wenn es sich um kleine Zahlen und nicht typische Differenzen handelt.

Mit dem Studium der Spaltung haben wir dann auch die dritte Voraussetzung der Mendelschen Erklärung, die Reinheit der Gameten, als zu Recht bestehend erwiesen. Denn es ist uns kein Fall begegnet, der nach einer anderen Richtung hindeutete. Im Anfang des mendelistischen Studiums glaubte man mehrmals solche Fälle aufgedeckt zu

Fig. 106. Metamerscheck vom Axolotl nach Häcker.

haben, in denen die reinen Rezessiven später doch noch den dominanten Charakter abspalteten, sich also als nicht rein erwiesen. Die betreffenden Fälle haben sich aber dann auf das einfachste aufgeklärt, als man die Bedingtheit einer Eigenschaft durch mehrere Faktoren kennen lernte, zum Teil auch durch den Nachweis, daß es sich um das Auftreten neuer nicht voll erblicher Mutanten (die wir früher als Zwischenrassen, auch ständig umschlagende (ever sporting) Varietäten

genannt, kennen lernten) handelt. Heute kann man wohl sagen, daß ein sicherer Fall von Gametenunreinheit kaum existiert. Am bemerkenswertesten und noch am wenigsten geklärt ist vielleicht das Verhalten der Rezessiven bei Häckers Axolotlkreuzungen. Werden rein schwarze mit rein weißen Axolotln gekreuzt, so ist F_1 schwarz und F_2 spaltet typisch in 3 schwarze : 1 weiß. In einer wirklichen Zucht waren es 573 : 191 Individuen. Die weißen in F_2, die nach dem Mendelschen Schema also homozygote reine Rezessive sein müssen, nehmen aber als erwachsene Tiere teils eine leichte Pigmentierung an, teils wurden sie stark schwarz gescheckt in metamerer Anordnung (Fig. 106). Sie zeigten also einen Teil des Schwarzcharakters, der ihnen fehlen sollte. Wurden sie aber mit rein weißen gepaart oder mit schwarzen Heterozygoten rückgekreuzt, so verhielten sie sich genau wie reine Rezessive. Das deutet aber darauf hin, daß die Scheckung nicht auf Gametenunreinheit beruhen kann. Wir haben ja oben bei den Mäusekreuzungen schon erfahren, daß der Scheckungsfaktor bei einem Albino latent vorhanden sein kann. Vielleicht wird sich die richtige Erklärung auf analoge Weise durch weitere Analyse dieser Albinos finden lassen. Auch hier können vielleicht die besprochenen Resultate Nilsson-Ehles den Schlüssel liefern.

Es sei an dieser Stelle nur kurz erwähnt, daß man geglaubt hat, die Annahme der Gametenreinheit überhaupt entbehren zu können. Es ist ja nicht zu leugnen, daß die Vorstellung der Segregation, der Anlagenspaltung, in manchen Punkten, besonders von physiologischem Gesichtswinkel aus betrachtet, schematischer gedacht erscheint, als natürliche Vorgänge verlaufen dürften. Man hat deshalb eine Interpretation der Spaltungsphänomene durchzuführen versucht, bei der alle Gameten alle Anlagen erhalten und nur abwechselnd von jedem Merkmalspaar der eine oder andere Partner dominiert (Morgan). Man kann allerdings nicht behaupten, daß eine solche Annahme der Vorstellung weniger Schwierigkeiten bereitet, und vor allem ist sie ja solange überflüssig, als die Vorstellung der Segregation die Tatsachen vollständig erklärt. Erst der wirkliche Nachweis einer Gametenunreinheit könnte solche Hilfshypothesen wünschenswert erscheinen lassen, und er ist, wie gesagt, noch nie erbracht worden.

Die Mendelschen Gesetze dürften also wohl imstande sein, die Anforderungen zu erfüllen, die an ein Naturgesetz gestellt werden können. Wir haben bisher nun gar keine Rücksicht darauf genommen, wie die Bastardeltern sich in ihren systematischen Beziehungen verhielten, ob sie sich sehr nahe standen oder mehr oder minder weit voneinander entfernten. Nach der Anschauung der führenden Mendelianer muß das nun gänzlich gleichgiltig sein: es gibt nur eine Vererbung und das ist die Mendelsche. Betrachten wir nun die Fälle, an denen wir bisher die Mendelschen Regeln illustrierten, so fällt auf, daß stets Angehörige der gleichen Art, nur verschiedener Rasse, Varietät, Elementarart bastardiert wurden. Und es drängt sich die Frage auf, ob dann Art- oder gar Gattungsbastarde sich ebenso verhalten oder ob es nicht vielleicht auch einen anderen Typus der Vererbung gibt. Und da ist es in der Tat eine weit verbreitete Anschauung, daß Artbastarde nicht mendeln. Das Charakteristische für die Mendelsche Vererbung ist aber die Spaltung der Eigenschaften in der Bastardnachkommenschaft. Die Vererbung bei Artbastarden soll aber die sein, daß die Mischung der Elterneigenschaften im Bastard auch in weiteren Generationen konstant bleibt. Man stellt vielfach diesen Vererbungstypus als intermediären dem alternativen Mendelschen gegenüber; die Bezeichnung ist aber irreführend. Denn wir wissen ja, daß in vielen echten Mendelfällen die Heterozygoten intermediär erscheinen — lange und kurze Ähren gaben mittellange — und trotzdem weiterhin spalten. Wie also intermediäres Verhalten die weitere Spaltung nicht ausschließt, so darf man andererseits auch nicht glauben, daß das Eintreten von Dominanz eine spätere Spaltung erfordert. Wenn es ein konstantes Weiterzüchten von Bastardcharakteren gibt, so muß dies eben so gut in der Form des intermediären wie auch der des dominanten oder epistatischen als auch mehr oder minder unvollkommenen dominierenden Merkmals, also alternativ möglich sein. Die Frage lautet also richtig: Spalten auch die Artbastarde oder züchten sie konstant? Gibt es nur Mendelsche Vererbung oder auch eine solche mit Vermischung?

Wollte man die Frage für gelöst halten, wenn mendelnde Bastarde zwischen Linnéschen Arten gefunden sind, so wäre bereits die Frage zu Gunsten des Mendelismus entschieden. Denn daß es solche gibt,

kann keinem Zweifel unterliegen. Erst kürzlich hat East solche zwischen verschiedenen Tomatenarten beschrieben, und ebenso Tower für die Coloradokäferarten, deren absonderliches Verhalten wir ja schon studierten. Aber — wenn wir ganz von der vielfachen Willkürlichkeit des Artbegriffs absehen — es handelt sich nicht darum zu beweisen, daß gerade Artbastarde nicht mendeln, sondern daß es überhaupt nicht spaltende Bastarde gibt. Und daran ist wohl nicht zu zweifeln. Die exakte Untersuchung solcher Fälle ist allerdings recht schwierig, weil

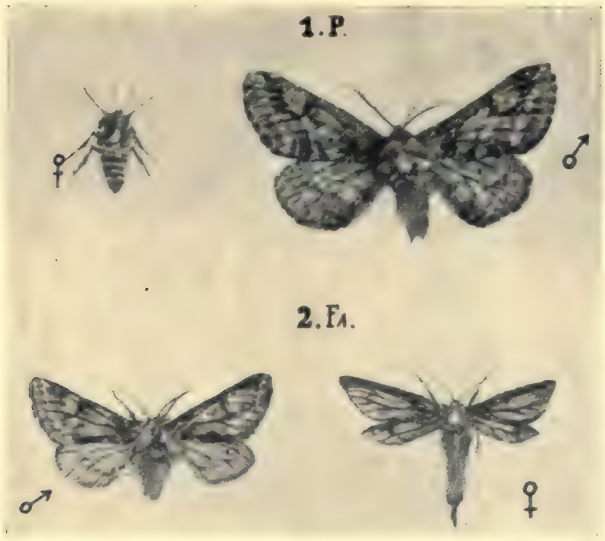


Fig. 107.
Oben die Bastardeltern Biston pomonarius ♀ × B. hirtarius ♂, unten die intermediären Bastarde beider Geschlechter. Nach Oberthür.

die Artbastarde sich bekanntlich meist durch verminderte oder fehlende Fruchtbarkeit auszeichnen. Schlüsse aber, die aus der ersten Bastardgeneration gezogen sind, können nach obigem keine Geltung beanspruchen. Da wo solche Bastarde genau analysiert wurden, zeigte es sich, wie bei Langs Kreuzungen zwischen Helix hortensis und nemoralis, daß die einen Charaktere Dominanz zeigten, andere sich intermediär verhielten. So schlugen in diesen Bastarden die Farbe und Bänderung des Gehäuses, Form und Pigmentierung der Mündung

nach einem Elter, während die Größe des Gehäuses, Länge des Liebespfeils und andere quantitative Charaktere intermediär waren. Da aber keine 2. Generation erzielt werden konnte, so wissen wir nicht, ob nicht alle diese Charaktere konstant bleiben würden. Es ist aber immerhin bemerkenswert, daß bei den meisten Artbastarden sich intermediäre Charaktere in Eigenschaften finden, die bei Rassenkreuzungen sich oft alternativ verhalten. Die schönsten Fälle intermediären Verhaltens wird man am leichtesten bei Artbastarden finden. Um nur einige Beispiele zu zeigen: Nebenstehende Fig. 107 zeigt das ♂ von Biston hirtarius, einer in beiden Geschlechtern geflügelten Biston-Art und das ♀ von B. pomonarius, welches flügellos ist. Das Bastardweibchen, Fig. 107 unten, hat halblange Flügel, ebenso das ♂. Fig. 108 zeigt nach Lang den Liebespfeil von Helix hortensis und nemoralis in der Gesamtansicht und darunter im Querschnitt; dazwischen steht der schön intermediäre Pfeil des Bastards. Fig. 109 bezieht sich sogar auf die Kreuzung zweier Gattungen, des Königsfasan einerseits mit Sömmeringfasan und Goldfasan andererseits. Das Bild zeigt besonders in den Schwanzfedern klar die intermediären Bastarde, soweit man ohne Zerlegung eines Organs in seine sämtlichen Eigenschaften von intermediär sprechen kann. Hier sei übrigens auch eine intermediäre Rassenkreuzung eingefügt, um die Identität des Verhaltens zu zeigen. Fig. 110

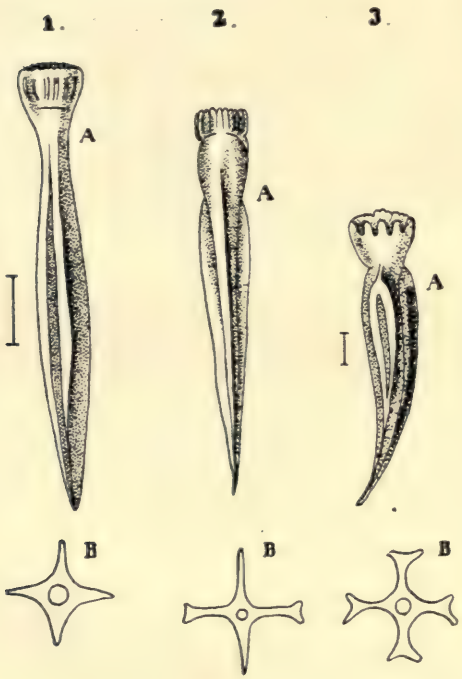


Fig. 108.
Liebespfeil in toto (*A*) und im Durchschnitt (*B*) von 1. Helix hortensis, 3. H. nemoralis und 2. dem Bastard beider. Nach Lang.

gibt die Kreuzung zwischen Fettsteißschaf und Fettschwanzschaf wieder. Der intermediäre weibliche Bastard ist nach Settegasts Gewährsmann zeugungsunfähig, da er infolge der Beschaffenheit des Schwanzes nicht besprungen werden kann. Endlich sei noch in Fig. 111 der intermediäre Bastard zwischen Ratte und Maus wiedergegeben, der von Ivanoff durch künstliche Befruchtung erzielt wurde.

Wie gesagt handelte es sich in diesen ja leicht zu vermehrenden Fällen um Artkreuzungen, deren weiteres Verhalten nicht festzustellen war. Sie sollten uns zunächst nur die Neigung der Artbastarde zu intermediärem Verhalten demonstrieren. Hand in Hand damit geht aber eine weitere Eigenheit, die solche Bastarde ebenfalls von mendelnden Hybriden zu unterscheiden scheinen. Ein Grundcharakter mendelnder Formen ist es ja,

Fig. 109.

a Königsfasan ♂, *c* Sömmeringfasan ♂, *b* Bastard ♂ Königsfasan und Sömmeringfasan, *e* Goldfasan ♂, *d* Bastard ♂ Königsfasan und Goldfasan. Nach Poll.

Fig. 110.
Links Fettschwanzschaf, rechts Fettsteißschaf, dazwischen der Bastard. Nach Settegast.

daß die reziproken Kreuzungen das gleiche Resultat geben, eine Regel, die ohne weiteres aus den Mendelschen Annahmen folgt und sich mit geringen Ausnahmen (Dominanzwechsel bei reziproken Kreuzungen) stets bewahrheitet. Bei den Artbastarden wird hingegen sehr häufig beobachtet, daß das Kreuzungsprodukt ein verschiedenes ist, je nachdem welche Art Bastardvater resp. -mutter war. Das klassische Beispiel dafür stellt ja die Pferd-Eselkreuzung dar, die in beiden Richtungen ganz verschieden ausfällt. Pferdestute × Eselhengst ergibt das im Habitus mehr pferde-

Fig. 111.
4 Tage alte Junge von der Ratte (links) der Maus (rechts) und dem Rattenmausbastard in der Mitte. Nach Ivanoff.

ähnliche, in einigen Charakteren mehr nach dem Esel schlagende Maultier (Fig. 112), die reziproke Kreuzung ergibt den mehr eselähnlichen, aber in

Fig. 112. Maultier. Nach Settegast.

jenen Charakteren (Schweif) pferdeartigen Maulesel (Fig. 113). Genau den gleichen Wechsel im Resultat je nach der Richtung der Kreuzung fand

Fig. 113. Maulesel. Nach Settegast.

auch Ewart bei seinen Pferd-Zebrakreuzungen. In sehr zahlreichen Fällen ist die gleiche Erscheinung vor allem bei den Artkreuzungen

der Schmetterlinge beobachtet. Als Beispiel diene nebenstehende Fig. 114, die das Verhalten in einem typischen Fall erkennen läßt, soweit es bei einem nichtfarbigen Bild möglich ist. *A* ist der eine der Bastardeltern Deilephila euphorbiae, *B* der andere D. vespertilio. *C* ist der Bastard D. epilobii, gewonnen aus euphorbiae ♂ × vespertilio ♀, *D* aber ist der reziproke Bastard *D.* densoi, gewonnen aus vespertilio ♂ × euphorbiae ♀. Während bei beiden Bastarden im großen Ganzen die Charaktere von euphorbiae überwiegen, besitzt der Bastard densoi mit vespertilio als Vater eine ganze Anzahl patrokline Charaktere, die dem reziproken Bastard fehlen. Sie bestehen vor allem darin, daß sich an vielen Punkten die grauen und rosa Farbtöne der vespertilio-Zeichnung bemerkbar machen, wo bei dem reziproken Bastard sich das grün von euphorbiae zeigt. In der ungefärbten Abbildung tritt es am ehesten in Fig. *D* in dem helleren Ton der mittleren Binde des Hinterflügels und dem gleichmäßigeren Ton der hellen Partie des Vorderflügels (grau statt grün und grau) gegenüber *C* hervor.

Den merkwürdigsten und man kann sagen zunächst unverständlichsten Fall verschiedenen Verhaltens bei reziproker Kreuzung stellen wohl de Vries Kreuzungen von Oenotheraarten dar. Wird Oe. biennis × muricata gekreuzt, so entsteht ein patrokliner und konstant weiterzüchtender Bastard. Die reziproke Kreuzung sieht aber ganz anders aus, sie ist auch patroklin. Wie sich durch weitere Kreuzung mit anderen Arten zeigen ließ, kommt dies daher, daß Ei und Pollen bei der gleichen Pflanze ganz verschiedene Charaktere vererben. Werden die beiden reziproken Bastarde nun mit einander gekreuzt (doppeltreziproke Bastarde), so entsteht nur die eine der ursprünglichen Stammpflanzen, also Oe. biennis oder Oe. muricata und zwar wieder bei reziproken Kreuzungen nur die eine oder andere und zwar ist es der Charakter der Mutterpflanze, der auch der Charakter der Großmutterpflanze war. Wenn, wie üblich, bei der Schreibung der Bastardierung das weibliche Individuum vorausgestellt wird, so ist der Bastard biennis ♀ × muricata ♂ $B \times M$, der reziproke $M \times B$. Die doppeltreziproke Kreuzung $B \times M \times M \times B$ ergibt also nur biennis-Pflanzen, die Kreuzung $M \times B \times B \times M$ nur muricata. Im Zusammenhang mit der Frage, die wir hier behandeln, besagt dies, daß es sicher konstante Bastarde

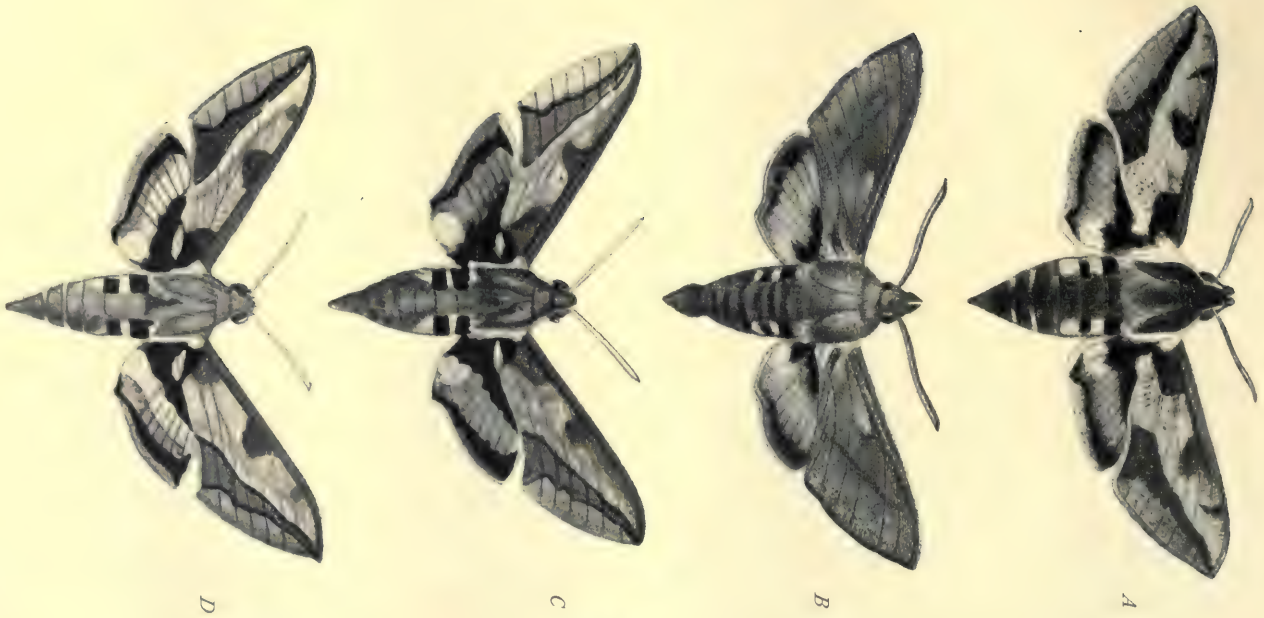


Fig. 114.

A Deilephia euphorbiae, *B* D. vespertilio, *C* Bastard D. epilobii, *D* Bastard D. densoi. *A* u. *B.* nach Spuler, *C* u. *D* nach Kysela.

gibt und daß trotzdem darin die Stammarten in ihren Charakteren rein erhalten bleiben. Vielleicht werden, wie nebenbei bemerkt sei, diese merkwürdigen Resultate einmal für die Frage bedeutsam werden, welche Rolle Zellkern und Plasma bei der Vererbung spielen, da der Hauptunterschied bei der reziproken Kreuzung ja der ist, welche Pflanze das Plasma für den Bastardorganismus liefert, welches ja allein der Mutterpflanze entspringt, da von dem Pollen nur der plasmafreie Kern zur Befruchtung gelangt.

Derartige Erscheinungen weisen dann darauf hin, daß bei Artbastarden etwas anderes vorliegen kann als bei Mendelscher Vererbung. Die Schwierigkeit des Beweises liegt nun in der häufigen Unfruchtbarkeit der Artbastarde; dennoch läßt er sich in nicht wenigen Fällen erbringen. Da wo die Bastarde unter sich nicht fortgepflanzt werden können, gelingt es trotzdem häufig, sie mit einer der Elternformen rückzukreuzen. Läge nun ein noch so komplizierter und verschleierter Mendelfall vor, so müßte trotzdem bei dieser Paarung die Bastardform und der Elter, wenigstens in den Charakteren, die beim benutzten Elter rezessiv sind, rein erscheinen. Tatsächlich ist das bei den zahlreichen bekannten Rückkreuzungen von Artbastarden nicht der Fall, vielmehr erscheint jetzt eine Mischung zwischen dem Bastard- und dem Elterncharakter, aus dem $^1/_2$ Blut wird ein $^3/_4$ Blut. Diese Erfahrung hat man etwa ebenso bei den bekannt gewordenen Fällen fruchtbarer Maultiere, wie überhaupt in der ganzen landwirtschaftlichen Tierzucht, gemacht, wie bei den zahlreichen Rückkreuzungen von Schmetterlingen. So erhält man durch Kreuzung des Wolfsmilchschwärmers (Deilephila euphorbiae) mit dem Fledermausschwärmer (Deilephila vespertilio) einen Bastard, der die Elterncharaktere patroklin gemischt zeigt, D. epilobii genannt (Fig. 104*c*). Dieser mit euphorbiae zurückgekreuzt (D. pernoldiana), zeigt ein Gemisch dieser beiden Typen, also Dreiviertelblut. Genau das gleiche bedeutet es aber, wenn man Artbastarde wieder mit anderen Arten kreuzt und so Dreifachbastarde erhält (etwa Ewarts Pferd-Esel-Zebra). In diesen mischen sich dann die drei Gruppen von Charakteren durcheinander und scheinen dann konstant zu bleiben; ein solches Beispiel haben wir ja schon früher bei Besprechung der Mutation infolge Bastardierung kennen gelernt, Towers

Kreuzung zwischen drei Arten von Coloradokäfern, die dann schließlich ein reinzüchtendes Gemenge ergaben.

Doch das sind alles nur ziemlich indirekte und darum nicht voll beweiskräftige Antworten. Am wichtigsten für unsere Frage muß natürlich ihre direkte Beantwortung sein: gibt es wirklich ohne Spaltung rein weiterzüchtende Bastarde? Für das Pflanzenreich werden eine große Anzahl solcher angegeben. Kerner von Marilaun hat für zahlreiche wildwachsende Formen, die als völlig samenbeständig gelten, nachgewiesen, daß sie konstante Bastarde zwischen verwandten Arten darstellen. Als Beispiel gilt Medicago intermedia, der Bastard von M. falcata und sativa oder Rhododendron intermedium als Bastard zwischen R. ferrugineum und hirsutum. Besonders günstige Fälle solcher konstanten Bastardformen scheinen sich bei den Beerensträuchern zu finden. Bekannt sind die intermediären, rein züchtenden Johannisbeerenbastarde Janczewskis, deren absolut intermediäre Beschaffenheit nebenstehend wiedergegebene Blüten- und Antherendurchschnitte gut illustrieren (Fig. 115). Das gleiche stellen Burbanks Himbeeren-Brombeerenbastarde dar, (Primus-berry, Phenomenal-berry), die in verbesserter Form die Eigenschaften der Eltern

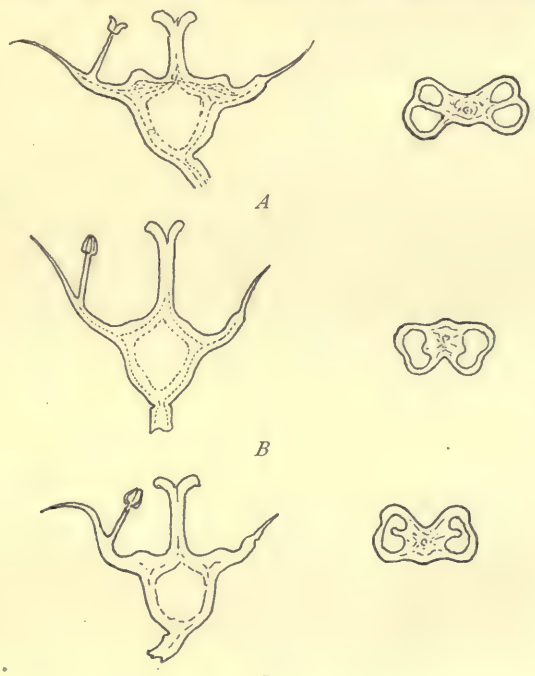


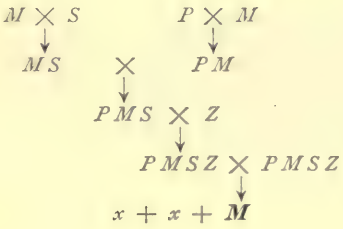
Fig. 115.
Sagittaldurchschnitte der Blumen und Querschnitte der Antheren von *A* Ribes rubrum, *B* Ribes vulgare und *C* dem Bastard R. houghtonianum. Nach Janczewsky aus Godlewsky.

zeigen und konstant züchten. De Vries, der in seinem berühmten Hauptwerk eine große Anzahl solcher konstanter Bastarde zusammengestellt hat, betrachtet als den einwandfreiesten aller den „abgeleiteten" Bastard zwischen dem wildwachsenden Gras Aegilops ovata und dem Weizen. Der direkte Bastard, Aegilops triticoides ist nicht fruchtbar, aber mit dem Weizen rückgekreuzt, gibt er eine Dreiviertelblutform, die absolut konstant weiterzüchtet. Sie ist in der Natur 1838 gefunden worden und seitdem in zahllosen Generationen unvermindert weitergezüchtet, ohne daß Rückschläge, Polymorphie, oder eine besondere Variabilität auftreten. Godron hat sie aber auch experimentell erzeugt, und dieser Bastard wuchs neben dem aus der Natur stammenden, von dem er nicht zu unterscheiden war, mit der gleichen Konstanz.

Auch aus dem Tierreich lassen sich manche Beispiele konstanter Bastarde anführen; die gemischten Bastarde von Coloradokäferarten sind uns bereits begegnet, andere Fälle werden wir bald näher zu betrachten haben. Bei Fasanenkreuzungen hat man konstante Bastarde in vielen Generationen gezüchtet. Ebenso bei den berühmten, oft besprochenen Hasen-Kaninchenkreuzungen. Diese Leporiden zeigen teils alternative, teils intermediäre Merkmale, die aber nicht spalten sollen. Es ist aber nicht zu leugnen, daß es bisher im Tierreich keinen einwandfreien Art- oder Gattungsbastard gibt, dessen völlige Konstanz über allen Zweifel erwiesen sei.

Der ganz außerordentliche Erklärungswert nun, der den Mendelschen Vererbungsgesetzen zukommt, läßt die Frage berechtigt erscheinen, ob das, was sich als konstanter Bastard darbietet, nicht doch sich vielleicht als ein besonders komplizierter Mendelfall erweist und in der Tat ist es die Ansicht aller Mendelianer, daß dem so ist. Es ist ja auch nicht schwer, sich das so vorzustellen. Wenn von den Eigenschaften der Eltern die einen sich alternativ vererben, die anderen in heterozygotem Zustand intermediär sind, von ersteren natürlich die Dominanten teils bei einem, teils bei dem anderen Elter sich finden, so sind gar nicht sehr viele Eigenschaftspaare nötig, um im F_2-Bastard ein solches Gemisch der Elterneigenschaften hervorzurufen, daß er praktisch kaum von dem in F_1 unterschieden werden kann. Und es wird bereits in

solchem Fall die Spaltung sich nur dann klar manifestieren, wenn die Gametenkombination eintrifft, die eine der Elternformen rein abspaltet. Selbst bei nicht geringer Zahl von Nachkommen wird schon bei relativ wenigen Eigenschaftspaaren dies nur sehr selten vorkommen können. Gibt es doch bei 7 Eigenschaftspaaren bereits 16348 Kombinationen. Wenn nun gar bei solchen Artbastarden unvollkommene oder gar wechselnde Dominanz bei einigen Eigenschaften vorliegt, so kann jede einzelne dieser Kombinationen ein wenig von der anderen verschieden sein, und wenn die Schwankungen bei den verschiedenen Eigenschaften nicht völlig gleichgerichtet sind, so wird das Gesamtbild des Bastards in vielen Exemplaren den Eindruck eines einheitlichen Mischlings mit einer gewissen Variabilität der Mischung machen. In allen solchen Fällen sollte man aber erwarten, daß bei genügend großen Zahlen der Nachkommenschaft hie und da die reinen Elternformen abgespalten werden, oder, nach dem, was wir früher über das mendelnde Auftreten von Neuheiten gehört haben, unerwartete Ahnencharaktere erscheinen. Und es kann dann auch keinem Zweifel unterliegen, daß es im Tierreich manches Beispiel von Artkreuzungen gibt, die die eine oder andere Erscheinung zeigen. Beide nebeneinander lassen sich an den Artkreuzungen demonstrieren, die Bonhote an Enten ausführte. Er vermochte dabei Bastarde zwischen verschiedenen Arten zu erhalten, die wieder zu trigenen und tetragenen Bastarden kombiniert werden konnten, die dann ein Gemisch der Charaktere der Stammarten zeigten. In der Nachkommenschaft solcher tetragener, also aus 4 Arten zusammengesetzter Bastarde spaltete dann einmal die eine Stammart Anas boschas rein ab. Der folgende Stammbaum erläutere das Resultat; M ist Anas boschas, Z = A. superciliosa, S = A. poecilorhyncha und P = Dafila acuta.



Aber auch das Auftreten von Neuheiten, die einer anderen bekannten Form gleichen, wenn auch nicht gesagt ist, daß es eine Ahnenform ist, wurde beobachtet. Nebenstehende Fig. 116 zeigt dies an den Flankenfedern solcher Enten, gleichzeitig aber auch wie in weiteren Generationen eines trigenen Bastards Neukombinationen eintreten, die nach

Fig. 116.

Flankenfedern von Enten. 9, 11, 12 in drei aufeinanderfolgenden Generationen des trigenen Bastards *PMS* (s. Text). 10 von der Speckente, 13 von Dafila acuta. Nach Bonhote.

einem der Elterntypen hin führen. Die Figuren 9, 11, 12 zeigen Flankenfedern des trigenen Bastards *PMS* in drei aufeinanderfolgenden Generationen. Fig. 10 ist eine Feder der bei der Kreuzung nicht benutzten Speckente, zu deren Charakter eine deutliche „Reversion" erfolgt. Fig. 13 gibt eine Feder des Bastardelters Dafila acuta wieder und die

Reihe 9, 11, 12 zeigt deutlich die wachsende Annäherung an diesen Typus. Gerade diese Entenartbastarde zeichnen sich durch volle Fruchtbarkeit aus und es ist schon recht bemerkenswert, daß gerade sie solche Andeutungen an Mendelsche Vererbung zeigen.

Wir haben es nun bisher als selbstverständlich betrachtet, daß für die Frage der konstanten Bastarde nur solche zwischen weit auseinanderliegenden systematischen Kategorien wie Arten in Betracht kommen. Nun gibt es aber auch Fälle, in denen Varietätsmerkmale, die doch sonst stets mendeln, sich sichtlich konstant vererben. Neben solchen, die wir bald in anderem Zusammenhang kennen lernen wollen, ist da der bekannteste Fall die Erblichkeit der Ohrenlänge beim Kaninchen. Castle hat durch ausgedehnte Kreuzungsstudien festgestellt, daß bei Kreuzung langohriger mit kurzohrigen Rassen die Nachkommenschaft intermediär ist und dieser Charakter in allen folgenden Generationen konstant bleibt. Ein Blick auf nebenstehende Figur 117, die die Eltern eines solchen Versuchs nebst 2 Generationen von Nachkommen zeigt, läßt dies Verhalten erkennen. Bei den Elterntieren unterliegt natürlich die Ohrenlänge einer gewissen fluktuierenden Variabilität, deren Umfang bei den langohrigen Formen 20—30 mm beträgt, bei den kurzohrigen 10 mm. Die Nachkommen zeigen gewöhnlich eine mittlere Variabilität. Die folgende Tabelle gibt das wirkliche Resultat einer solchen Kreuzung wieder, wobei die eingeklammerte Zahl unter den Nachkommenzahlen das Elternmittel darstellt, um das die Nachkommen variieren.

P ♀ 118 mm × ♂ 210 mm

F_1 ♂ 156 mm + ♂ 166 mm + ♂ 170 mm + ♀ 170 mm + ♀ 170 mm
[164 mm]

F_2 ♂ 160 mm + ♂ 168 mm + ♂ 170 mm + ♂ 172 mm + ♂ 180 mm + ♀ 185 mm
[168 mm]

Wurden diese so erhaltenen Halbbluttiere mit Langohren wieder gekreuzt, so gab es wieder in der Mitte stehende Dreiviertelbluttiere, wie folgende Kreuzung zwischen einem Halbblutweibchen und einem langohrigen Männchen beweist:

P ♀ 152 mm × ♂ 210 mm

F_1 ♀ 170 mm + ♂ 170 mm + ♀ 180 mm + ♀ 183 mm + ♂ 184 mm
[181 mm]

Fig. 117.

2 und 3 die Bastardeltern, langohriges Weibchen und kurzohriges Angoramännchen. 1 F_1 Bastard mit intermediärer Ohrenlänge, 4 F_2 Bastard desgl. Nach Castle.

Es zeigt sich also, daß die Ohrenlänge sich konstant intermediär vererbt. Dieser Fall hat nun eine besondere Bedeutung dadurch erlangt, daß Lang an ihm demonstrieren konnte, wie schwierig es jetzt ist, einen wirklichen Beweis für intermediäre konstante Vererbung zu erbringen. Und damit kommen wir an den wichtigsten Punkt, an dem die Frage der konstanten Bastardformen jetzt angelangt ist. Es läßt sich nämlich zeigen, daß die Resultate ebenso auf Grund mendelistischer Erwägungen erklärt werden können und zwar wird die Erklärung durch die früher besprochenen Entdeckungen Nilsson-Ehles ermöglicht.

Wir erinnern uns, daß deren Hauptresultat darin bestand, daß ein und dieselbe Eigenschaft von 2 oder 3 Faktoren bewirkt werden kann, die selbständig mendeln, von denen aber jeder allein für sich die Eigenschaft auch hervorrufen kann. Bei zwei Faktoren konnten so unter 16 Nachkommen 15 phaenotypisch gleich sein, bei 3 Faktoren unter 64 nicht weniger als 63. Hätten wir gar 6 Eigenschaftspaare, so enthielte unser Kombinationsschema 4096 Rubriken, und 4095 Individuen wären unter diesen phaenotypisch gleich. In einem solchen Fall würde also, da doch nur selten, bei Tieren wohl nie, so viele Nachkommen gezüchtet werden können, die Nachkommenschaft den Eindruck erwecken, daß sie konstant züchte. In diesem Fall lag nun reine Dominanz vor; wie ist es aber, wenn der Bastard sich intermediär verhält, was, wie wir wissen, für so viele Mendelfälle zutrifft? Um das verstehen zu können, müssen wir zuerst ein anderes Resultat Nilsson-Ehles kennen lernen, das wir bisher nicht berücksichtigten. Wir nehmen an, daß die phaenotypisch gleichen Individuen in F_2, also $^{63}/_{64}$ bei drei Allelomorphen völlig gleich seien. Es zeigte sich nun aber, daß das insofern nicht der Fall sein muß, als bei den durch 3 Komponenten bedingten roten Weizenkörnern die Farbe in F_2 doch zwischen hellerem und dunklerem Rot variierte. In diesem Fall könnte also wohl das Verhältnis der drei Allelomorphe nicht das sein, daß jedes Gen für sich das gleiche hervorruft wie ihre Gesamtheit, sondern es könnte sein, daß zwar jedes Gen rot bedingt, aber daß die Wirkung von 2 Genen ein doppeltes rot ergibt, die von 3 Genen ein dreifaches, kurz, daß sich die einzelnen Faktoren in ihrer Kombination addieren. Derartiges wundert uns nicht mehr, da es uns schon öfters begegnete z. B. beim Verhältnis von Homo-

und Heterozygoten. Ist das aber der Fall, dann können wir ja berechnen, wie oft die verschiedenen Abstufungen des Rot vorkommen müssen, indem wir im Kombinationsschema auszählen, wie oft in den Kombinationen 1 Rotfaktor, 2 Rotfaktoren usw. vorkommen. Wenn wir das nun ausführen, so soll in folgendem Schema angenommen sein, daß das Rot von den 3 Faktoren A, B, C bedingt wird, und in jeder Rubrik ist durch eine Zahl angemerkt, wie oft ein Rotfaktor vertreten ist.

ABC *ABC* 6	*ABc* *ABC* 5	*AbC* *ABC* 5	*aBC* *ABC* 5	*Abc* *ABC* 4	*aBc* *ABC* 4	*abC* *ABC* 4	*abc* *ABC* 3
ABC *ABc* 5	*ABc* *ABc* 4	*AbC* *ABc* 4	*aBC* *ABc* 4	*Abc* *ABc* 3	*aBc* *ABc* 3	*abC* *ABc* 3	*abc* *ABc* 2
ABC *AbC* 5	*ABc* *AbC* 4	*AbC* *AbC* 4	*aBC* *AbC* 4	*Abc* *AbC* 3	*aBc* *AbC* 3	*abC* *AbC* 3	*abc* *AbC* 2
ABC *aBC* 5	*ABc* *aBC* 4	*AbC* *aBC* 4	*aBC* *aBC* 4	*Abc* *aBC* 3	*aBc* *aBC* 3	*abC* *aBC* 3	*abc* *aBC* 2
ABC *Abc* 4	*ABc* *Abc* 3	*AbC* *Abc* 3	*aBC* *Abc* 3	*Abc* *Abc* 2	*aBc* *Abc* 2	*abC* *Abc* 2	*abc* *Abc* 1
ABC *aBc* 4	*ABc* *aBc* 3	*AbC* *aBc* 3	*aBC* *aBc* 3	*Abc* *aBc* 2	*aBc* *aBc* 2	*abC* *aBc* 2	*abc* *aBc* 1
ABC *abC* 4	*ABc* *abC* 3	*AbC* *abC* 3	*aBC* *abC* 3	*Abc* *abC* 2	*aBc* *abC* 2	*abC* *abC* 2	*abc* *abC* 1
ABC *abc* 3	*ABc* *abc* 2	*AbC* *abc* 2	*aBC* *abc* 2	*Abc* *abc* 1	*aBc* *abc* 1	*abC* *abc* 1	*abc* *abc* 0

Es kommen somit vor:

6	Rotfaktoren	1 mal
5	„	6 mal
4	„	15 mal

3	Rotfaktoren	20 mal
2	„	15 mal
1	„	6 mal
0	„	1 mal

Das bedeutet aber etwas sehr wichtiges. Die reinen Eigenschaften der beiden Eltern werden sich nur in je 1 Individuum finden. Innerhalb der 63 roten Formen werden am häufigsten die Mittelroten (3 Rotfaktoren) sein, am seltensten die ganz dunkel- oder hellroten (6 resp. 1 Faktor). Mit anderen Worten: Das Rot in F_2 tritt in stufenweisen Übergängen auf, die in der Zahl, in der sie vorkommen, genau die gleiche symmetrische Verteilung zeigen, wie die Glieder der fluktuierenden Variabilität einer einheitlichen Eigenschaft. Würden aber nur wenig Nachkommen gezogen, so ist es klar, daß am ehesten die mittleren gefunden würden, somit eine völlig einheitliche mittelrote Nachkommenschaft entstände. In diesem Fall nun handelte es sich um die Verhältnisse bei Dominanz. Wenn ein intermediäres Verhalten der Eigenschaftspaare vorliegt, so erleidet das Bild insofern eine Verschiebung, als jeder der Kombinationen noch ein entsprechendes Quantum der anderen Eigenschaft, in diesem Fall wäre es weiß, zugemischt wäre. Im großen Ganzen würde dadurch nur ein einziger Unterschied hervorgerufen, nämlich der, daß das gesamte Schwanken der Typen nicht um mittelrot, sondern um rosa stattfände.

Wenden wir das Prinzip nun im Anschluß an Lang auf die Ohrenlänge der Kaninchen an, so können wir annehmen, daß lange Ohren durch 3 Gene bedingt seien. Angenommen Ohren von 100 mm seien kurze, so macht ein Langohrengen sie um 40 mm länger, 3 Gene um 120 mm, also zu 220 mm. Werden 220 mm-Kaninchen mit 100 mm-Tieren gekreuzt und F_1 ist intermediär, so zeigt es 160 mm-Ohren. In F_2 tritt nun die Spaltung so ein, daß sich die Phaenotypen genau so verteilen müssen, wie es oben für die Wirkung der 3 Rotfaktoren abgeleitet wurde. Da aber intermediäre Vererbung vorliegt, so verteilen sich die Phaenotypen nicht auf der dominanten Seite, sondern über die ganze Reihe hin, und da die 40 mm Wirkung eines jeden Langohrenfaktors, da wo er heterozygot erscheint, halbiert wird, erhält man die auftretenden Größen, wenn man die Zahl der anwesenden Halbfaktoren

(große Buchstaben) im Kombinationsschema × 20 mm zu dem Kurzohr von 100 mm addiert: Denn die Form $ABCc = 100 + \left(40 + 40 + \frac{40}{2}\right)$ $= 200$ ist dort geschrieben $AABBCc = 100 + (5 \cdot 20) = 200$. Unter diesen Voraussetzungen erhielten wir in F_2 die Phänotypenverteilung:

220	mm	1	Individuum
200	„	6	„
180	„	15	„
160	„	20	„
140	„	15	„
120	„	6	„
100	„	1	„

Bei Kreuzung des Kurz- und Langohrenkaninchens brauchte unter 20 Nachkommen nur die Mittelklasse vertreten zu sein: der Eindruck der Konstanz der intermediären 160 mm-Bastarde in F_2 entsteht. Erst unter 64 Nachkommen ist ja eines den Eltern gleiches zu erwarten. Je größer nun die Zahl der Merkmalspaare ist, um so größer wird natürlich die Mittelklasse. Für 12 Merkmalspaare berechnet sich so die Zahl der Individuen mit Ohren zwischen 140 und 180 mm auf etwa 15 Mill. unter 17 Millionen, (was nach den in der 11. Vorlesung gegebenen Zahlenableitungen ja leicht zu berechnen ist), und unter diesen ist nur je ein reines Exemplar vom Charakter der Eltern. Wenn also in der Tat die Ohrenlänge von mehreren Merkmalspaaren bedingt ist, so brauchen es nur sehr wenige Faktoren zu sein, um bereits eine konstant-intermediäre Vererbung mit einer Variabilität um das Mittel vorzutäuschen.

Wenn die Supposition richtig ist, so kann sie bei Tieren, die nicht durch Selbstbefruchtung vermehrt werden können, wobei sich ihre genotypische Zusammensetzung leicht zeigen würde, nur so erwiesen werden, daß ausnahmsweise unter den scheinbar rein intermediär züchtenden Bastarden auch Exemplare vorkommen, die sich ganz oder teilweise dem Elterntypus nähern oder daß sich erblich konstante Formen isolieren lassen, die mehr patro- oder matroklin sind, entsprechend den Größenklassen, die die Merkmale bedingen, in unserem Beispiel also 100, 140, 180, 220 mm. Denn wir wissen ja, daß bei 3 Eigenschaften 8 homozygote Typen existieren, die im Kombinations-

schema sich immer in der Diagonale links oben — rechts unten finden und von denen bei intermediärer Vererbung, wie das Kombinationsschema zeigt, 2 × 3 identisch aussehen. Und wenn solche isoliert würden, müßten sie rein weiterzüchten. Bei pflanzlichen Objekten mit Selbstbefruchtung ist es allerdings ein Leichtes, diese Homozygoten zu isolieren. Bei Tieren dürfte es aber nicht leicht vorkommen, daß bei den begrenzten Zahlen der Zuchten zufällig zwei Homozygoten zusammenkommen, von denen bei Annahme von nur 10 Eigenschaften bereits nur etwa $^1/_{1000}$ der Gesamtindividuenzahl existieren. Lang weist nun darauf hin, daß es in der Tat bei Castle Angaben gibt, die darauf hindeuten, daß gelegentlich Individuen mit stark goneokliner Ohrenlänge auftreten. Die Möglichkeit ist also nicht von der Hand zu weisen, daß dieser und dann auch andere ähnliche Fälle, nach Nilsson-Ehles Prinzip als Fälle Mendelscher Vererbung zu erklären sind.

Im höchsten Maß bemerkenswert erscheint, daß diese Interpretation nun auch einen Fall klärt, der bisher die Hochburg der konstanten Bastardvererbung darstellte, den Fall des Mulatten. Bateson bezeichnet dieses Kreuzungsprodukt zwischen Neger und Weißen direkt als den einzigen sicheren Fall einer solchen Vererbung. Die genaue Untersuchung der Hautfarbe der Nachkommenschaft von Mulattenpaaren durch G. und C. Davenport, wobei die Farbanteile, aus denen sich der Hautton zusammensetzt, mittels des Farbkreisels exakt bestimmt wurden, zeigte aber, daß sie eine ganze Variationsreihe von hell zu dunkel in verschiedenem Gemisch bildeten. So hatten 7 Kinder eines solchen Paares folgendes Verhältnis von Schwarz zu Weiß in ihrer Hautfarbe, bestimmt nach der Skala des Farbenkreisels:

Schwarz	6	23	25	31	32	33	46
Weiß	60	25	25	24	17	33	7

Bei einem Neger ist das Verhältnis $\frac{75}{2}$, bei einem Weißen $\frac{8}{33}$. Da nun außerdem in der Nachkommenschaft von Mulatten ganz weiße wie fast ganz schwarze Individuen auftreten können, so kann es kaum mehr einem Zweifel unterliegen, daß auch dieser Fall sich in genau der gleichen Weise wird erklären lassen, wie der der Kaninchenohrenlänge. Wenn es wohl auch kaum möglich sein wird, aus noch so reichen Statistiken

die Zahl der dabei mitspielenden Faktoren bei der Unmöglichkeit des Experiments festzustellen, so genügt doch schon die Übereinstimmung im Verhalten von F_2 mit Nilsson-Ehles roten Weizenkörnern, um jene Erklärung als im höchsten Maß wahrscheinlich erscheinen zu lassen.

Es ist besonders bemerkenswert, daß es durchaus nicht ausgeschlossen erscheint, daß diese Erklärung auch für Artbastarde gilt. Wir haben oben gehört, daß Tower durch Kombination mehrerer Coloradokäferarten intermediäre Bastarde erhielt, die schließlich konstant züchteten. Sie bildeten aber in einem gewissen Prozentsatz „Mutationen", die nach seinen Angaben so den Stammformen zuneigen, daß er sie für Abspaltungen hält, die Mutationen vortäuschen. Kommen diese intermediären konstanten Bastarde aber auf Grund des gleichen Prinzips zustande, dann ist dies nicht weiter merkwürdig, denn in einer intermediären, hier sogar aus mehreren Arten zusammengesetzten Population, muß die Abspaltung einer der patroklinen resp. matroklinen Formen, vergleichbar einem 220 mm-Ohr unter den 160 mm-Bastarden, den Eindruck einer Mutation machen. Wir sehen hier klar, wie eine Entdeckung dazu führen kann, sehr viele andere, scheinbar feststehende Tatsachen einer erneuten kritischen Betrachtung zu unterziehen, und wir wollen den wichtigen Gegenstand nicht verlassen, ohne auf einen Punkt hingewiesen zu haben, der wohl auch unter dem neuen Gesichtswinkel einer erneuten Betrachtung bedarf, die Frage der erblichen Variationen. Eine Betrachtung des oben gegebenen Kombinationsschemas für die drei Farbfaktoren zeigt, daß in einer solchen Bastardpopulation sich identische erbliche und scheinbar nicht erbliche Variationen zeigen können. Die Anordnung der Phaenotypen war ja die gleiche wie in einer Variationskurve. Soweit sie heterozygot sind, werden sie nicht rein weiterzüchten, also auch dadurch den Eindruck fluktuierender Varianten machen. Die Homozygoten züchten aber rein, erscheinen somit als erbliche Varianten. Wir haben früher die große Bedeutung der erblichen Varianten für die Artbildung besprochen: Jetzt sehen wir, daß Schlüsse in solcher Richtung nur gezogen werden können, wenn das Untersuchungsmaterial sicher nicht hybrid ist. Anderenfalls würde vielleicht gerade diese Bastardierungsform eine große Bedeutung für die Bildung neuer Elementararten erhalten. Allerdings

werden unsere früheren Betrachtungen über erbliche und nichterbliche Varianten, besonders die Schlüsse aus Towers diesbezüglichen Experimenten, dadurch nicht getroffen. Schließlich kann von der gleichen Richtung her auch die Tatsache erklärt werden, daß innerhalb einer scheinbar identischen Bastardgruppe bisweilen eine erfolgreiche Selektion möglich ist. Es zeigte sich, daß durch Kreuzung von ganzfarbigen mit gescheckten Ratten, die, wie wir schon hörten, den Rückenstreifen, die Fahne, zeigen, der Grad der Scheckung sehr variabel werden kann, wie nebenstehende Fig. 118 zeigt. Durch Selektion konnten dann Mc. Curdy und Castle dies Maß beeinflussen. Wenn die Variabilität eine Ursache hat, die sich aus Nilsson-Ehles Prinzip ergibt, dann ist aber auch der Erfolg der Selektion nicht weiter verwunderlich, da eine erfolgreiche Selektion der vorhandenen Gametenkombinationen unter Auswahl der homozygoten Faktorenkombinationen ja selbstverständlich möglich sein muß.

Wenn sich die Fälle der scheinbar konstanten intermediären Vererbung nun mittels des Nilsson-Ehleschen Prinzips als echte Mendelfälle enthüllen sollten, was, wie gesagt, jetzt sehr wahrscheinlich erscheint, — und dem Erklärungswert dieses Prinzips gegenüber muß in der Tat alles oben für die konstante Vererbung angeführte Material zurücktreten — so bleibt wohl nur eine Möglichkeit übrig, eine nicht spaltende Vererbung einwandfrei nachzuweisen. Sie wäre bewiesen, wenn es gelänge, intermediäre oder alternative spaltende Bastarde experimentell zu zwingen, das Spalten aufzugeben und alternativ- resp. intermediär-konstant zu bleiben. So sehr diese Möglichkeit vielen Mendelschen Anschauungen wiederstreitet, so scheint sie doch verwirklicht zu sein. Aber gerade in diesem Punkt stehen wir erst am bescheidensten Anfang der Forschung. Es sind eigentlich nur Towers neue Studien zu nennen, von denen wir ja schon früher hörten. Denn ihm gelang es, experimentell konstante Bastarde bei Formen zu erzeugen, die sonst typisch mendelndes Verhalten zeigen und zwar waren dies keine intermediären, sondern alternative Bastarde. So ergibt die Kreuzung zwischen einem ♀ von Leptinotarsa undecimlineata mit dem ♂ L. signaticollis unter bestimmten Bedingungen in F_1 intermediäre Bastarde, die in F_2 typisch im Verhältnis von 1 : 2 : 1

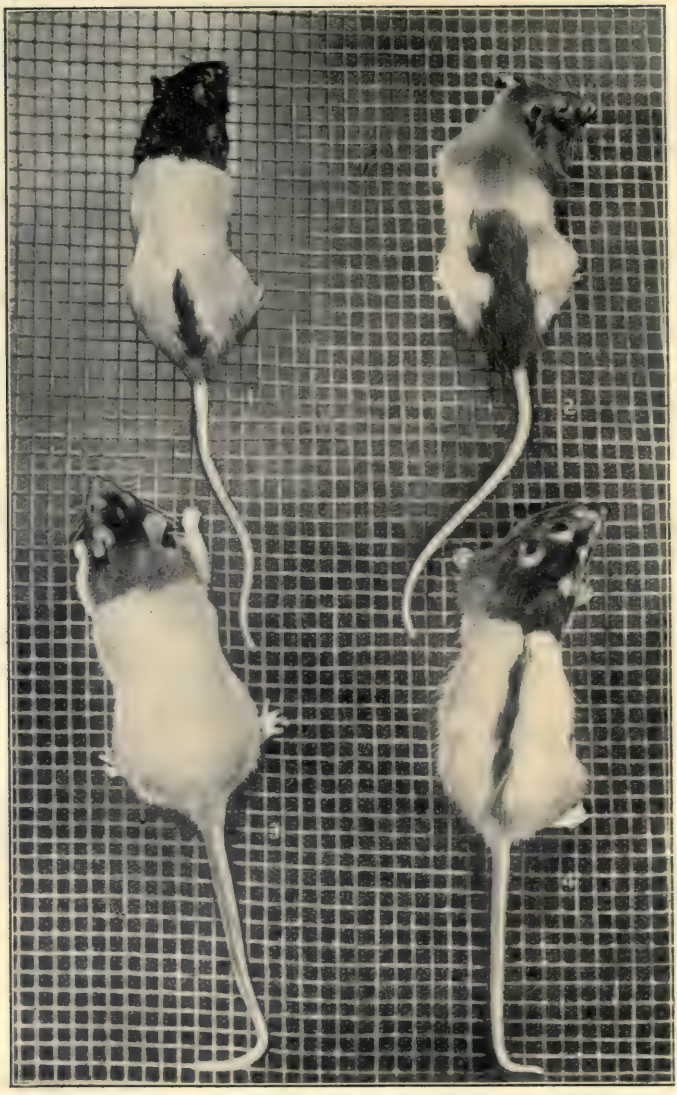


Fig. 118.
Gescheckte Ratten mit verschieden starker Ausbildung des Rückenstreifen (Fahne). Nach Mc. Curdy und Castle.

spalteten. Wurden die gleichen Tiere resp. identische bei größerer Wärme und Feuchtigkeit gepaart, so zeigte F_1 den rein mütterlichen Typ, also Dominanz von undecimlineata. Dieser Typus spaltete aber nicht mehr, sondern blieb in den 6 gezüchteten Generationen konstant.

Diese Versuche stehen ja erst im ersten Anfang, doch deuten sie bereits darauf hin, daß wirklich aus einer spaltenden eine konstante Vererbung hervorgehen kann. Das bedeutet aber mit anderen Worten, daß der heterozygote Zustand bei der Gametenbildung unter Umständen in einen homozygoten übergehen kann: der Bastard *Aa*, der bisher Gameten *A* und Gameten *a* bildete, produziert jetzt nur noch Gameten $Aa = B$. Wenn dies möglich sein sollte, und es liegt kein Grund vor, die Möglichkeit zu verneinen, so wirft es auch Licht auf mancherlei weitere Fragen, die der Mendelismus hervorruft, wie nun noch kurz angedeutet sei.

Es ist natürlich von größtem Interesse zu erfahren, welche Folgerungen sich aus den Bastardierungsstudien für die Entstehung neuer Tier- und Pflanzenformen ergeben. Und da zeigen die Tatsachen ohne weiteres mehrere Wege, die in der züchterischen Praxis des Menschen wohl immer beschritten, in der Natur zum Teil aber auch vorkommen werden. Zunächst wissen wir jetzt, daß neue Formen entstehen können, ohne daß die geringste Neubildung stattfindet, nämlich durch neue Kombinationen von Erbeinheiten. Zwischen Formen, die freie und fruchtbare Bastardierung zulassen, können die Erbeinheiten in der verschiedensten Weise ausgetauscht werden, ja bei Pflanzen, die sich vegetativ vermehren lassen, ist unter Umständen nicht einmal Fruchtbarkeit nötig. Dieser Austausch von Eigenschaften und ihre Neukombination ist in ganz erstaunlichem Maß durchführbar. Sie wird natürlich ihre Grenze in physiologischen Möglichkeiten haben, da sich physiologisch unvereinbare Dinge wohl auch nicht kombinieren lassen. Welche außerordentlichen Möglichkeiten da bestehen, zeigt vor allem die gärtnerische Praxis. Der große Pflanzenzüchter Luther Burbank verdankt sicher den Hauptteil seines Erfolgs der Fähigkeit, die richtigen Bastardierungskombinationen auszuführen. Seine beiden berühmtesten Produkte, die kernlose Pflaume und der stachellose Kaktus sind so durch Bastardierungskombination erhalten, nichts an ihnen ist

neu erzeugt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Kenntnis der Bastardierungsgesetze auch den Tierzüchter in den Stand setzen müßte, jederzeit die gewollten Kombinationen in berechenbarer Art zu erzeugen.

Eine weitere Art der Entstehung neuer Formen haben uns vor allem im Tierreich die Studien an Nagetieren gelehrt. Es hat sich dort stets herausgestellt, daß die in der Natur vorhandene Wildfärbung auf dem Vorhandensein einer großen Zahl von Faktoren beruht, die sich gegenseitig in bestimmter Weise „hierarchisch" übergeordnet sind, wie wir das an dem Beispiel der Mäuse genau kennen lernten. Alle Studien auf diesem Gebiet haben nun übereinstimmend gezeigt, daß die sämtlichen bekannten Varietäten nur so aus der Wildform entstehen konnten, daß zuerst der die Wildfarbe veranlassende Faktor durch eine Mutation verloren ging und weiterhin einer nach dem anderen, wie das an den früher geschilderten Erbformeln der Mäuse, die im Prinzip ganz ähnlich auch für Kaninchen und Meerschweinchen zutreffen, leicht abzulesen ist. In der Richtung scheinen sich sichtlich die Domestikationsmutanten mit Vorliebe zu bewegen. Ebensogut ist es aber auch denkbar, daß das umgekehrte statthat, daß zu der Erbmasse ein neues Gen hinzukommt, welches nun die nächst höhere, also epistatische Einheit darstellt. Das ist der Fall etwa, wenn Schmetterlinge Melanismen bilden, die sich stets als über die Stammart dominant erweisen. In ersterem Fall entsteht aus der Form *ABC* der Mutant *ABc*, in letzterem aus *ABC* der Mutant *ABCD*, sodaß die Stammform jetzt heißt *ABCd*. Auch bei wilden Formen, wie den Elementararten von Viola und Capsella ließ sich feststellen, daß sich zahlreiche Elementararten durch verschiedenartige Kombinationen einer geringen Zahl von Erbeinheiten erklären lassen, Kombinationen, die aber durch addierende oder subtrahierende Mutation leicht verständlich erscheinen.

Nun ist es eine merkwürdige Tatsache, daß es oft Mutanten gibt, die bei ihrem ersten Auftreten heterozygot erscheinen, also *AABBCCDd*, somit wie Bastarde zwischen Mutant und Stammart sich verhalten. De Vries hat bereits darauf aufmerksam gemacht, als er fand, daß manche seiner Mutanten, wenn mit der Stammart gekreuzt, wieder die Stammart abspalteten. Er glaubt annehmen zu müssen, daß die

Mutation in den Geschlechtszellen der Pflanze statthat. Da diese mutierten Zellen im allgemeinen wohl von normalen Zellen befruchtet werden, so entsteht ein heterozygoter Bastard, und er glaubte, daß auf diese Weise alle neuen Mutanten entstehen. Es gibt in der Tat manches Beispiel dafür, daß derartiges vorkommt. Wir haben schon früher gehört, daß die aus der Natur stammenden Aberrationen ferenigra und melaina von Aglia tau stets heterozygot gefunden werden und das gleiche trifft für viele andere Schmetterlingsaberrationen zu, die Standfuss kreuzte, sodaß Gross auf Grund dieser Befunde einen besonderen Standfussschen Vererbungstypus aufstellen konnte. Dieser Einförmigkeit gegenüber ist man wohl berechtigt anzunehmen, daß diese Aberrationen direkt als hererozygote Mutanten entstanden sind. Solcher Beispiele ließen sich noch manche, besonders aus dem Gebiet der Tierzucht, anführen; als ein sicherer Fall sei nur jenes Einhuferschwein erwähnt, das wir früher als Sport kennen lernten. Mit einem normalen Schwein gepaart ergab sich zur Hälfte normale, zur Hälfte einhufige Nachkommenschaft. Auch mit der Nachkommenschaft des berühmten Anconwidders muß es sich so verhalten haben, wenn man den spärlichen Nachrichten Glauben schenken darf. Als besonders merkwürdiger Fall sei nur noch der der gelbblätterigen (aurea) Sippe von Antirrhinum majus erwähnt, die Baur studierte, der auch noch andere analoge Fälle heterozygoter Mutanten beschreibt. Diese Sippe ist stets heterozygot in Bezug auf grün mit Dominanz von gelb. Mit ihresgleichen fortgepflanzt entstanden $^1/_3$ wieder heterozygote aurea-Formen und $^2/_3$ homozygote grüne. Homozygote gelbe werden aber nie gebildet, und zwar, wie sich zeigte, blos deshalb, weil sie nicht lebensfähig sind und schon als Keime absterben. Unter diesen Umständen bleibt natürlich keine andere Annahme übrig, als daß diese aurea-Form als heterozygote Mutante entstand. Ja Correns konnte sogar neuerdings einen Fall feststellen, in dem ein Individuum direkt aus dem homozygoten in den heterozygoten Zustand spontan überging. Aber auch für Mutanten, die durch Verlust eines Genes entstehen, scheint die heterozygote Entstehung zuzutreffen. Haagedoorn fand in einer Mendelkultur von wildfarbigen und weißen Mäusen die plötzliche Entstehung von schwarzen. Durch Rückkreuzung mit den noch lebenden Eltern und Vorfahren

konnte er nun ihre Entstehung aufklären. Schwarz entsteht, wie wir wissen, wenn der Wildfaktor *G* wegfällt. Wenn *GN* . . . . wildfarbig ist, ist *gN* . . . . schwarz. Es zeigte sich nun, daß eine Maus in F_2 teilweise Gameten bildete von der Beschaffenheit *gN* . . . .. Da diese mit normalen grauen *GN* . . . . befruchtet wurden, so entstanden heterozygote Mutanten *GgNN* . . . ., die natürlich auch wildfarbig waren, somit ihr Wesen nicht erkennen ließen. Erst als ein solches heterozygotes Weibchen mit einem heterozygoten Männchen zusammenkam, mußten schwarze entstehen, denn *GgNN* × *GgNN* = *GGNN* + 2 *GgNN* + *ggNN*. Die Mutation war also auch heterozygot, konnte aber nicht sichtbar werden.

Diese Tatsachen erscheinen nun nach zwei Richtungen hin bedeutungsvoll. Einmal wird sich aus ihnen vielleicht einmal die Erklärung für jene absonderlichen Fälle der geschlechtsbegrenzten Vererbung ergeben, bei denen sich (Abraxas grossulariata ♀, Drosophila ♂) das eine Geschlecht als heterozygot gegenüber der Mutation erwies. Es ist ja merkwürdig, daß diese Form der geschlechtsbegrenzten Vererbung gerade mit solchen Verlustmutanten verknüpft ist. Das Absonderliche solcher Fälle ist, daß die Stammform, ohne ein Bastard zu sein, ihrer Mutation gegenüber heterozygot erscheint, wie wir später hören werden. Das mahnt auch anderen Fällen gegenüber zur Vorsicht. Man hat die Mutationstheorie durch den Nachweis der Heterozygotie der Oenothera lamarckiana zu bekämpfen gesucht. Hier zeigt sich nun, wie eine Form einer anderen gegenüber als Heterozygote erscheinen kann, ohne selbst Bastard zu sein. Vielleicht ist gerade hier der Punkt gegeben, von dem aus nicht die Mutationen widerlegt, sondern geklärt werden können. Die andere Richtung aber ist die, die den Ausgangspunkt dieser Erörterungen bildet, die Möglichkeit eines Übergangs von spaltender Vererbung zu konstanter. Ein solcher heterozygoter Mutant könnte direkt in einen homozygoten übergehen, wenn sein Merkmalspaar die Fähigkeit zu spalten verlieren würde, also aus *Aa B* würde. So ließe sich die Entstehung von Formen erklären, deren Charakter bei naheverwandten Formen entweder nur heterozygot in Erscheinung treten kann oder ein selbständiges homozygotes Merkmal darstellt. Wir lernten früher die nur als heterozygoter Charakter auf-

tretende Sprenkelung der Bohnen kennen; es gibt aber auch homozygot gesprenkelte Bohnensorten, es wäre somit der Sprenkelungsfaktor *B* aus der heterozygoten Mosaiksprenkelung *Aa* durch Verlust der Spaltungsfähigkeit hervorgegangen. Wir lernten die mosaikartige Anordnung von schwarzen und weißen Farbteilen bei den Mosaikbastarden von Hühnern kennen, wir wissen aber auch, daß die gleiche Zeichnung als nicht spaltender erblicher homozygoter Charakter vorkommt. Und so ist es denkbar, daß manche in der Natur vorkommenden Gittermuster der Zeichnung, Sperberung, Scheckung so entstanden sind.

Es ist aber auch noch eine andere Art des Übergangs heterozygoter Mutanten in homozygote Beschaffenheit denkbar (natürlich nicht zu verwechseln mit Homozygotie in gewöhnlichem Sinn, die natürlich durch Isolation der reinen Dominanten erzielt wird; also nicht der Übergang von *Aa* in *AA* oder *aa*, sondern der von *Aa* in *AAaa* oder in *B*), die, wenn sie als existierend erwiesen werden könnte, die Erklärung für manche sonst unverständliche Gametenkonstitution ergeben würde. Erinnern wir uns der Kreuzung Aglia tau ferenigra × melaina, die beide heterozygote Mutationen sind, so entstand daraus

$$Ff \times Mm = FM + Fm + fM + fm.$$

Fm ist ebenso ferenigra wie *Ff* und *fM* ebenso melaina wie *mM*. Könnte nun die Heterozygote *Fm* in homozygoten Zustand in jenem Sinn übergehen, also die Neigung zu spalten verlieren, so hätten wir ferenigra-Formen, die den tau-Charakter (*m* = nicht Melaina) nun nicht heterozygot, sondern durch Dominanz (*F* dominiert *m*) unsichtbar besäße, nämlich *FFmm*. Das gleiche wäre mit melaina der Fall. Würde jetzt ferenigra und melaina gekreuzt, so hätten wir eine Kreuzung mit 2 Eigenschaftspaaren, nämlich *Fm* × *Mf*. F_1 wäre jetzt *MFmf* = weismanni und F_2 müßte im Verhältnis von 9 : 3 : 3 : 1 spalten in weismanni, ferenigra, melaina und tau. Das wäre aber ein Verhalten, welches genau der besprochenen Kreuzung von Erbsenkamm und Rosenkamm entspricht. Beide sind Mutationen vom einfachen Kamm aus; die bewiesene Faktorenzusammensetzung war für Rosenkamm *Rp*, für Erbsenkamm *rP*, wobei doch eigentlich *r* und *p* das gleiche bedeuten. Die eben ausgeführte Annahme des Übergangs vom heterozygoten spaltenden in den homozygoten nicht spaltenden Zustand könnte es

erklären, wie eine derartig absonderliche erbliche Beschaffenheit entsteht, die sonst ganz unverständlich ist. Allerdings geraten solche Annahmen in Widerspruch mit Batesons presence-absence-Theorie; sie harmonieren wesentlich besser mit der von vielen Seiten gemachten Annahme, daß auch das rezessive Verhalten auf der Anwesenheit von etwas beruht, was Plate als Grundfaktor bezeichnet, dem die zugehörige Dominante als Supplement gegenüber steht. Hier ist einer der vielen Punkte, an dem nur durch Kombination von Bastardierung mit experimentellen Eingriffen weitere Erkenntnisse möglich sein werden.

Man könnte vielleicht erwarten, daß in dieser Richtung besonders klare Erkenntnisse aus Bastardierungsstudien an frisch entstandenen Mutanten zu erwarten wären. Solche Studien liegen denn auch von Seiten De Vries, wie amerikanischer Forscher, bereits in ausgedehntem Maßstab an seinen Oenotheramutanten vor. Daß sie aber Klärung gebracht hätten, läßt sich nicht behaupten; im Gegenteil haben sie so verschiedenartige und unverständliche Resultate zu Tage gefördert, daß es zur Zeit kaum möglich erscheint, sie einheitlich zu betrachten. Wir wollen es deshalb auch uns versagen, sie im einzelnen kennen zu lernen; nur auf eines sei hingewiesen, daß neben reinen Mendelspaltungen wie verwickelten Spaltungen in F_1 auch konstant intermediäre Bastarde auftraten, wie bei der Kreuzung Oe. gigas × lamarckiana. Vielleicht wird sich zeigen, daß ein Teil der verwickelten Resultate daher kommt, daß der Ausfall solcher Kreuzungen besonders stark von äußeren Bedingungen beeinflußbar ist, wie bei Towers Coloradokäfern. Die Tatsache, daß die gleiche Kreuzung in Europa und Amerika verschiedene Resultate geben konnte, deutet vielleicht in diese Richtung.

Wir sind damit am Schluß der Betrachtung der mendelistischen Phänomene angelangt. Trotzdem in dieser „Einführung" viele Einzelheiten nur kurz gestreift werden konnten und mancherlei noch Ungeklärtes gar nicht besprochen wurde, geht aus der Gesamtheit des vorgeführten Materials wohl klar hervor, daß die Bastardforschung ein Recht darauf hat, sich in das Zentrum der ganzen Vererbungslehre zu stellen. Denn es gibt wohl keinen Punkt in dieser ganzen Wissenschaft, der nicht auf Grund des Mendelismus sich unter neuen Gesichtspunkten betrachten läßt, und es erscheint uns daher begreiflich, wenn die führen-

den Forscher unser Gesamtwissen auf diesem Gebiet nach dem Mendelismus zu orientieren beginnen. Seine außerordentliche Fruchtbarkeit äußert sich aber auch darin, daß fast jede neue Entdeckung — man denke an Nilsson-Ehles Prinzip — wieder neue Tatsachenkomplexe mendelistischer Betrachtung erschließt, und so kann man mit Recht von dieser Forschungsrichtung noch Großes erwarten. Wenn sich dann vielleicht einmal zeigen sollte, daß die Hoffnungen und Wünsche auf den erklärenden Wert dieses großen Gedankengebäudes etwas über das Ziel hinausgeschossen sind, so wird das keinen Vorwurf bedeuten: denn solches ist das Recht, ja sogar die Pflicht einer jeden großen Idee.

Fig. 119.
Bastard zwischen englischer × kalifornischer Walnuß mit Riesenwuchs. Nach De Vries.

Zum Schluß sollen noch einige wenige Worte über die Biologie der Bastarde Platz finden, von der bisher kaum die Rede war. Denn es gibt Eigentümlichkeiten physiologischer Natur, die viele Bastarde gegenüber den Elternformen zeigen. Eine von ihnen ist die Neigung der Bastarde zum Luxurieren. Es ist eine alte Erfahrung der Gärtner, der Tierzüchter, wie auch schon der älteren Bastardforschung, daß man oft durch Kreuzung Formen erhalten kann, die an Größe, Kraft, Wuchs die beiden Elternformen weit übertreffen. Als schönes Beispiel aus

dem Pflanzenreich sei Burbanks gigantischer Bastard zwischen englischer und kalifornischer Walnuß erwähnt, den vorstehende Fig. 119 nach der Aufnahme von De Vries zeigt und der bei außerordentlich schnellem Wuchs die doppelte Größe gewöhnlicher Walnußbäume erreicht. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß East glaubt, daß die guten Kartoffelsorten auch luxurierenden Bastarden entstammen, da sie in vielen Charakteren sich als heterozygot erwiesen, was, da sie ja nur ungeschlechtlich fortgepflanzt werden, von jeher der Fall sein muß. Aus dem Tierreich sei nur auf die außerordentliche Leistungsfähigkeit der Maultiere verwiesen oder auf einen von Kammerer gezüchteten Acerina-Perca-Bastard, der sich als viel schnellwüchsiger und zählebiger erwies als seine Eltern.

Ein zweiter Punkt aus der Biologie der Bastarde, dem praktisch eine große Bedeutung zukommt, ist die Frage der Fruchtbarkeit. Während meist Bastarde zwischen nahestehenden Rassen, Varietäten, Elementararten unbegrenzt fruchtbar sind, nimmt die Fruchtbarkeit mit der Entfernung im System rapid ab. Schon von Artbastarden gilt die Tatsache, daß sie in überwiegender Zahl unfruchtbar sind. Und zwar lassen sich dabei alle Übergänge von völliger Unfruchtbarkeit über geminderte Fruchtbarkeit zu normaler Fruchtbarkeit feststellen. Bei völlig unfruchtbaren Artbastarden zeigt sich allerdings bisweilen, daß nur die männlichen Tiere gänzlich unfruchtbar sind, die weiblichen aber regelmäßig oder nur gelegentlich befruchtungsfähige Eier bilden, oder auch das umgekehrte, sodaß eine Anpaarung mit den Elternformen möglich ist. Über die Ursache der Unfruchtbarkeit ist so gut wie nichts bekannt. Man hat versucht sie auf celluläre Ursachen zurückzuführen, ohne daß dies trotz zahlreicher Einzelbefunde mit einiger Zuverlässigkeit gelungen wäre. Denn es zeigte sich, daß entweder überhaupt keine Geschlechtszellen gebildet werden oder daß sie sich ganz normal entwickeln und trotzdem im letzten Moment zu Grunde gehen. Für die Frage der Artbildung aus konstant züchtenden Bastarden ist dieser Punkt natürlich von besonderer Wichtigkeit; wie vorsichtig man da aber mit negativen Schlüssen sein muß, geht aus der Tatsache hervor, daß Wettstein bei sterilen Sempervivumbastarden fand, daß bei Erzeugung neuer Blüten plötzlich die Fruchtbarkeit

wieder auf 50% anstieg, so daß er eine konstante Bastardrasse züchten konnte. Vielleicht ist die Ursache der Unfruchtbarkeit in den gleichen Faktoren zu suchen, die es bedingen, daß mit steigender Entfernung der Bastardeltern im System auch die Bastardnachkommen immer mehr lebensunfähig werden. Gattungsbastarde von Schmetterlingen sterben vielfach schon auf dem Raupenstadium, noch weiter entfernte Bastarde vermögen bereits die Embryonalentwicklung nicht mehr zu vollenden oder sogar nur zu beginnen. Angesichts des bekannten biochemischen Verhaltens der Körpersäfte verschiedener Tierformen (Präcipitation) dürften die Ursachen für beide Erscheinungen wohl auf biochemischem Gebiet zu suchen sein.

Siebzehnte Vorlesung.

Pfropfbastarde und Chimären.

Am Schluß unserer gedrängten Übersicht über die Hauptergebnisse der modernen Bastardlehre angelangt, bleibt uns noch ein Problem zur Besprechung übrig, das in der Neuzeit besonders lebhaft diskutiert wurde: die Frage nach der Möglichkeit, auf vegetativem Wege Bastarde zu erzeugen. Im Tier- wie im Pflanzenreich gelingt es ja bekanntlich, Teile verschiedenartiger Individuen miteinander zu einer Einheit zu verbinden, indem sie mit künstlich gesetzten Wundflächen aufeinandergeheilt werden. Im Tierreich nennt man das Verfahren meist Transplantation, besonders wenn nur kleine Gewebs- oder Organteile des einen Individuums dem anderen einverleibt werden, im Pflanzenreich ist diese vegetative Vereinigung als Okulierung und Pfropfung allgemein bekannt. Die Frage ist nun die, ob bei einer derartigen Vereinigung von Individuen verschiedener Art oder Rasse die Gewebe sich zu einem Bastardgewebe vereinigen können oder ob vielleicht durch eine der Befruchtung vergleichbare vegetative Zellverschmelzung der Ausgangspunkt für eine Bastardentwicklung gegeben werden kann. Für das Tierreich können wir uns in Bezug auf diese Frage sehr kurz fassen:

bis jetzt ist nichts bekannt geworden, was auch nur entfernt auf eine solche Möglichkeit hindeuten könnte. Bei Vereinigung artfremder Tierstücke können wohl Doppelwesen entstehen, in denen aber stets die beiderlei Bestandteile deutlich getrennt bleiben. Nebenstehende Figg. 120 und 121 zeigen solche Doppelwesen verschiedener Froscharten, in denen sich aber die Bestandteile, im Beispiel durch die Pigmentierung der Haut, deutlich trennen lassen. Es ist allerdings noch nicht gelungen, solche Tiere zur Geschlechtsreife heranzuziehen; aber auch auf dem Wege der Regeneration, der für das Pflanzenreich, wie wir gleich sehen werden, so bedeutungsvolle Ergebnisse zeitigte, konnte nichts erzielt werden. Wurde einer der erwähnten sehr jungen Doppellarven in der Art wie es nebenstehende Fig. 122 zeigt, ein Stück des Muttertieres und des Pfropfstücks gleichzeitig abgeschnitten, so regenerierte von der Wundfläche her ein neuer Schwanz. An dem Regenerat aber beteiligten sich in gleicher Weise die beiderlei Gewebe, ohne sich dabei irgendwie zu einer Einheit, einem Bastardgewebe zu vereinigen.

Fig. 120.
Zusammengesetzte Embryonen; vorne Rana sylvatica, hinten R. palustris, in verschiedenen Altersstadien. Nach Harrison.

Wenn es überhaupt nun möglich sein sollte, auf vegetativem Wege Bastarde zu erzeugen, so ist es zweifellos weit eher im Pflanzenreich als im Tierreich zu erwarten. Denn wir haben schon gehört, daß bei den Pflanzen der im Tierreich so weitverbreitete Gegensatz zwischen Soma und Geschlechtszellen nicht besteht, sodaß man von vornherein die Möglichkeit nicht bestreiten kann, daß zwei vegetative Gewebe-

zellen sich so miteinander vereinigen, daß ein dem Befruchtungsprozeß entsprechendes Resultat zu stande käme. Wenn dieser Nachweis allerdings gelänge, so wäre er in seinen weiteren Folgerungen für die ganze Befruchtungs- und Bastardierungslehre von elementarer Bedeutung. Die Idee nun, daß es vegetativ, also durch Pfropfung erzeugte Bastarde,

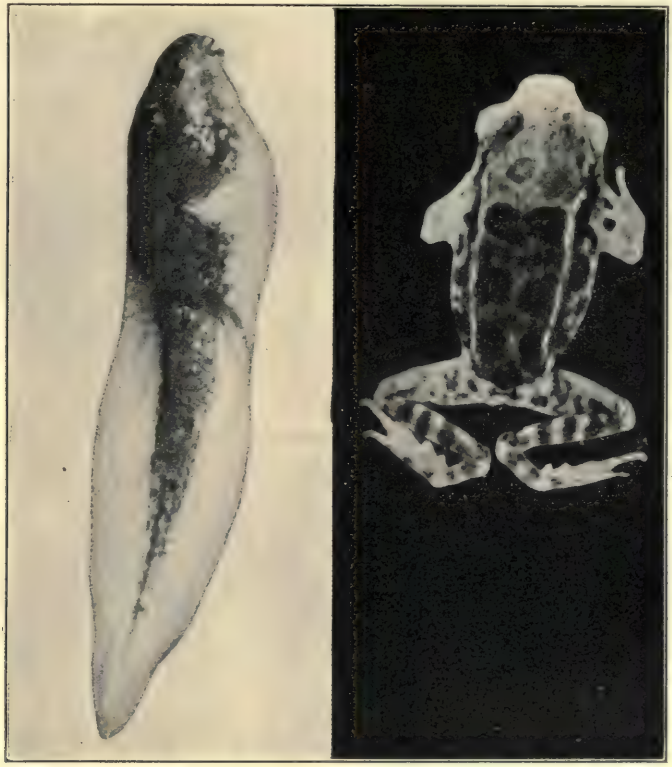


Fig. 121.
Künstlicher Doppelfrosch aus vorn Rana pipiens, hinten R. palustris. Links als Kaulquappe, rechts als Frosch. Nach Harrison.

Pfropfbastarde, geben könne, ist oft diskutiert worden und sie hat ihren Ausgang stets von drei gleich berühmten Fällen genommen, die ihre Erklärung am besten auf solchem Wege finden sollten. Der erste ist der Fall des Goldregens Cytisus Adami. Er entstand im Jahre 1825 in Adams Garten in der Nähe von Paris und zwar im Anschluß an eine

Pfropfung von Cytisus purpureus auf Cytisus laburnum. Seine von Adam mitgeteilte Entstehungsgeschichte, die ihn auf die gleiche Stufe wie alle anderen sogenannten Pfropfbastarde stellt, wurde vielfach angezweifelt. Jetzt ist aber nach allem was wir wissen, kein Grund mehr vorhanden daran zu zweifeln, obwohl der Ursprungsbaum verloren gegangen ist. Er konnte aber seitdem weder neugebildet noch auch auf dem Wege echter Bastardierung erhalten werden. Er stellt in seinen Charakteren eine Mischung zwischen den beiden Stammpflanzen dar. Häufig aber erfolgt ein Rückschlag auf eine der beiden Formen, sodaß ein und derselbe Baum Blütentrauben des gelben, des purpurnen Goldregens und der Mischform tragen kann.

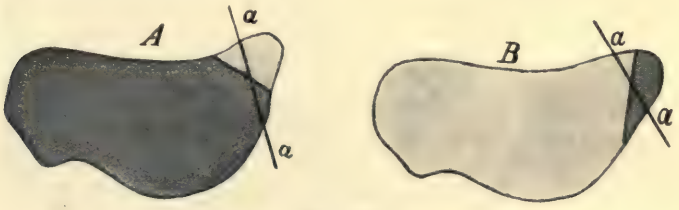


Fig. 122.

A Larve von Rana sylvatica mit aufgepfropftem Schwanz von R. palustris. *B* Larve von R. palustris mit Schwanz von R. sylvatica. *a—a* ist die Schnittlinie. Nach Morgan aus Korschelt.

Der zweite vielbesprochene Fall ist der des Crataegomespilus von Bronvaux, von dessen erster Entstehung ebenfalls nichts Näheres bekannt ist. „In dem Dardarschen Garten zu Bronvaux bei Metz steht ein etwa 100jähriger Mispelbaum, dessen Krone auf einen Weißdornstamm veredelt worden ist. Unmittelbar unter dem Pfröpfling, aus der Verbindungsstelle von Edelreis und Unterlage, brachen nun dicht nebeneinander zwei Ästchen hervor, die, wiewohl untereinander sehr verschieden, doch beide Zwischenformen der zwei vereinigten Gattungen Crataegus und Mespilus (bezw. der Arten Mespilus germanica und Mespilus monogyna) repräsentierten. Der eine Zweig kommt in seinem Habitus mehr auf die Mispel heraus, der andere gleicht mehr dem Weißdorn“ (Noll). Gegenüber von diesen beiden Zweigen wuchs dann noch ein dritter, der sich zunächst kaum von einem gewöhnlichen Weißdorn unterschied, später aber ganz dem einen Bastardzweig ähnlich wurde.

Es handelt sich also um bastardartige Formen verschiedener Mischung. An einem der Zweige bildete sich dann einmal ein Mispeltrieb, dann ein Trieb, der zur Hälfte reine Mispel, zur Hälfte reiner Weißdorn war. Also auch hier die völligen Rückschläge. Dieser Baum existiert noch, seine Entstehungsgeschichte ist somit um vieles klarer als beim vorigen Fall.

Der dritte merkwürdige und zugleich am längsten bekannte Fall, der eine Entstehung auf dem Wege der vegetativen Bastardierung möglich erscheinen läßt, ist der Fall der Bizzarria. Es sind das Pflanzen, die in sehr verschiedener Weise die Charaktere mehrerer Citrusarten vereinigen, also Pomeranze, Citrone, Cedrate, Limette. In ihren Blättern zeigen sie teils reine Pomeranzen-, Apfelsinen- oder Cedratencharaktere, teils ein Gemisch von ihnen. Das gleiche gilt für die Blüten und in der absonderlichsten Weise für die Früchte. Neben reinen Pomeranzen oder Cedraten trägt der gleiche Baum Früchte, die aus beiden zusammengesetzt sind. Einzelne sind Pomeranzen in Gestalt von Citronen, andere haben die Rinde ersterer, das Fruchtfleisch letzterer. Andere zeigen 4 gleichmäßige über Kreuz verteilte Portionen, von denen ein Paar orangefarbig ist und der Pomeranze angehört, ein Paar gelb ist und eine Citrone (resp. Cedrate) darstellt. Eine solche Frucht gleicht dann vom Scheitel gesehen „einem bunten Kinderball" (Strasburger), wie Fig. 123 auch zeigt. Es soll aber auch solche Bizzarrien geben, die aus drei, vier und fünf Arten zusammengesetzt sind. Wie an solchen Bäumen reine Früchte und Blüten einer Art entstehen können, so bilden sich auch etwa Cedratenknospen in der Achsel eines Orangenblattes und umgekehrt.

Fig. 123.
Bizzarria mit abwechselnd Zitronen- und Orangencharakter aus Engler.

Die Geschichte dieser absonderlichen Pflanzen ist nun nach Penzig und Strasburger die folgende. Sie entstanden zuerst nachweisbar in

Florenz im Jahre 1644, obwohl sie vielleicht vorher auch schon anderwärts entstanden waren; ein Gärtner behauptete sie durch Vereinigung

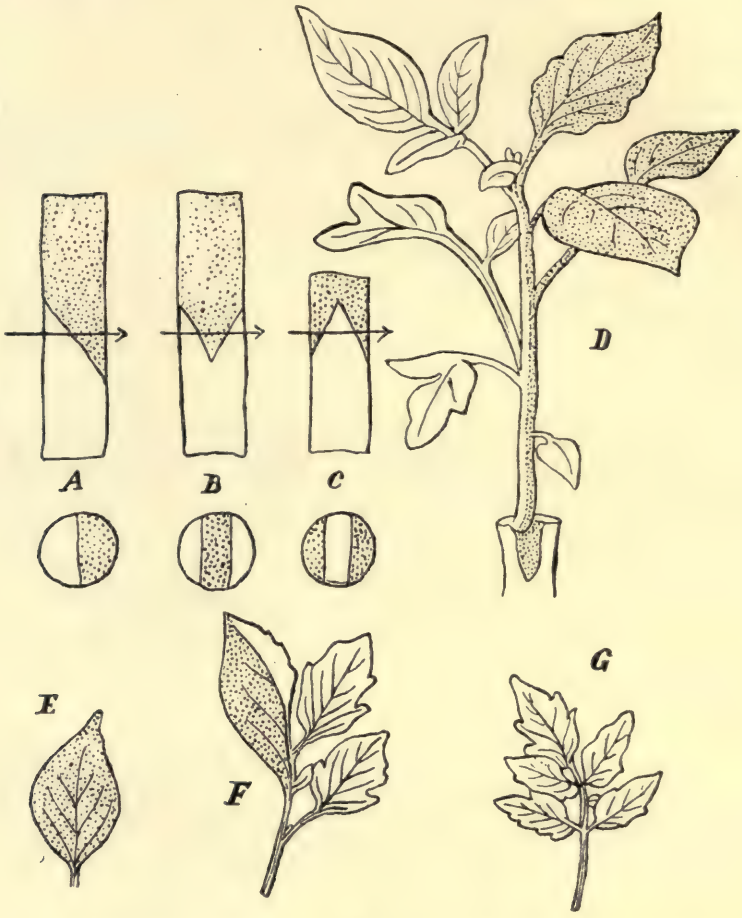


Fig. 124.

A, *B*, *C* Schematische Darstellung verschiedener Arten von Pfropfung mit den zugehörigen Querschnitten der Pfropfungsstellen in der Richtung der Pfeile; punktiert das Reis, unpunktiert die Unterlage, *A* Kopulation, *B* Keilpfropfung, *C* Sattelpfropfung, *D* Chimäre; unten der Tomatenmutterspross mit dem eingesetzten Nachtschattenkeil (Nachtschattengewebe punktiert). *E* Blatt des Nachtschattens (Solanum nigrum), *G* Blatt der Tomate (S. lycopersicum), *F* Chimärenblatt. Nach Winkler aus Lang.

mehrerer Knospen erzielt zu haben. Es stellte sich aber dann heraus, daß sie ganz selbständig entstanden waren und zwar auf einer Pflanze,

die zunächst als Unterlage für Veredelungen gedient hatte, deren Edelreis dann aber abgestorben war, worauf die Bizzarria hervorwuchs. Das deutet also auf eine pfropfhybride Entstehung hin. Von vielen Seiten wurde aber dieser Annahme widersprochen und ein Ursprung als echter Bastard angenommen. Jetzt läßt sich, wie wir bald sehen werden, die wahrscheinliche Erklärung in ganz anderer Weise geben.

Die Frage der Entstehung derartiger Pfropfbastarde trat nun in ein neues Stadium, als Winkler das Problem experimentell in Angriff nahm und in der Tomate Solanum lycopersicum und dem Nachtschatten Solanum nigrum Objekte fand, die bessere Antwort zu geben geeignet erschienen. Er pfropfte mittels Keilschnitt einem Tomatenkeimling einen Nachtschattensproß ein (Fig. 124) und schnitt dann, wenn das Reis der Unterlage aufgewachsen war, mitten durch das gemischte Gewebe durch, so daß im Querschnitt nun die Gewebsteile beider Arten frei lagen, und rief dann aus dieser Wunde Adventivsprosse hervor, die dann später abgeschnitten, bewurzelt und allein weitergezüchtet wurden. Neben reinen Tomaten- und reinen Nachtschattentrieben erhielt er dabei auch solche, die Gewebe von beiden Arten enthielten, aber normal gemeinsam wuchsen und dann Blätter bildeten, die zur Hälfte Tomatenblätter, zur anderen Hälfte Nachtschattenblätter waren. Ein solches Doppelwesen wurde Chimäre genannt, und sie erschienen mehrfach in verschiedenem Ausbildungsgrad (Fig. 124). Nach vielen Versuchen trat nun aber auch ein Sproß auf, der völlig einheitlich erschien und in seinen Charakteren, besonders der Blattform, deutlich die Mitte zwischen Tomate und Nachtschatten hielt: in diesem Sproß, der als Solanum tubingense weitervermehrt wurde, glaubte Winkler den ersten experimentell erzeugten Pfropfbastard erzielt zu haben. Sein Typus geht aus Fig. 125, im Vergleich mit den Stammpflanzen, Figg. 126, 127, hervor. In weiteren Versuchen traten aber dann auch andere derartige Formen auf. So entstand einmal eine Chimäre, die zur Hälfte Nachtschatten war, zur Hälfte ein neuer Pfropfbastard, S. proteus, der mehr der Tomate ähnelte. Ein anderer, S. Darwinianum, entstand nur als ein Blatt mit seinem Stengelanteil und konnte aus seiner Achselknospe vermehrt werden. Und in ähnlicher Weise wurden noch weitere Zwischenformen gebildet, die sich

bald mehr dem Nachtschatten, bald mehr der Tomate näherten, wie S. koelreuterianum und gaertnerianum.

Fig. 125.
Solanum tubingense nach Winkler.

Fig. 126.
Solanum nigrum nach Winkler.

Damit schien die Existenz der Pfropfbastarde experimentell erwiesen zu sein. Sollte der Beweis aber jeder Kritik standhalten, mußte das weitere Verhalten dieser Formen natürlich den Anforderungen entsprechen, die man nach dem Stand unserer Kenntnisse an einen Bastard stellen muß. Und da ergaben sich bald Schwierigkeiten. Zunächst treten an den Pfropfbastarden vegetative Rückschläge auf, das heißt, es bildeten sich auf vegetativem Wege Sprossen, die ganz nach dem einen der Eltern zurückschlugen. Einen Beweis gegen die Bastardnatur stellen sie allerdings noch nicht dar, da auch sonst an pflanzlichen Bastarden gelegentlich solche vegetativen Rückschläge oder vegetativen Spaltungen vorkommen. Das Hauptinteresse richtet sich nun aber auf die Nachkommenschaft der Pfropfbastarde. Wenn sie solche sind, so stellen sie natürlich die F_1-Generation dar; F_2 muß also entweder konstant weiter züchten, was bei Artbastarden ja denkbar ist, oder eine Spaltung zeigen. Winkler fand aber, daß F_2 ausschließlich aus Pflanzen der einen Stammart

bestand, und zwar aus der, der der betreffende Bastard näher stand. F_2 von S. tubingense gab also ausschließlich Nachtschattennachkommenschaft und diese blieb in allen weiteren gezüchteten Generationen rein und das entsprechende traf auch für die anderen Pfropfhybride zu.

Nun wäre es natürlich wünschenswert, den Vergleich mit Bastarden anzustellen, die auf dem Weg normaler Kreuzbefruchtung gewonnen sind. Dies erwies sich aber als unmöglich, da sich die beiden verwandten Arten ebensowenig bastardieren ließen, wie die Arten, denen der früher besprochene Cytisus Adami entstammte. Natürlich muß auch diese Tatsache stutzig machen. Und nun bleibt nur noch eine entscheidende Kontrolle übrig, die Untersuchung der Zellverhältnisse. Wir haben in der einleitenden Vorlesung erfahren, daß eine jede Tier- und Pflanzenart eine konstante Chromosomenzahl besitzt, die vor der Befruchtung auf die Hälfte reduziert wird. Werden nun Organismen mit verschiedener Chromosomenzahl bastardiert, so vereinigen sich die beiden verschiedenen Halbzahlen und diese Bastardzahl bleibt konstant im Hybriden erhalten. Kreuzt sich zum Beispiel eine Ascarisvarietät mit der Normalzahl von 4 Chromosomen (bivalens) mit einer solchen mit nur 2 Chromosomen (univalens), so findet man in den Bastardzellen 3 Chromosomen (Boveri). Nun haben Tomate und Nachtschatten

Fig. 127. Solanum lycopersicum nach Winkler.

in der Tat sehr verschiedene Chromosomenzahlen, nämlich erstere 24, letztere 72. Im Bastard sind somit 48 zu erwarten; da es aber nicht unwahrscheinlich ist, daß bei einem vegetativ erzeugten Bastard die für die Geschlechtszellen typische Halbierung der Chromosomenzahl, die Reduktion, nicht stattfindet, so könnte dort auch eine einfache Addition vorliegen, es müßten also 96 Chromosomen gefunden werden. An und für sich ist eine vegetative Kern- und Zellverschmelzung ja nicht unwahrscheinlich, da sie in beiden Organismenreichen sowohl beobachtet wie experimentell erzielt ist. Die von Winkler durchgeführte Untersuchung ergab aber, daß die Keimzellen der Pfropfbastarde entweder die Nachtschattenzahl oder die Tomatenzahl enthielten. Und zwar war es, wie nach den Resultaten von F_2 zu erwarten ist, die Zahl der Elternpflanze, der der sog. Bastard näher stand und die er auch rein reproduzierte. (Eine gleich zu nennende Ausnahme ist vorhanden.) Und nun bleibt nur noch eine Möglichkeit, die Bastardnatur der Pflanzen zu erweisen. Es konnten auf unerklärliche Weise vielleicht die Geschlechtszellen nur die eine Chromosomenart erhalten; dann müßte man aber in den gewöhnlichen vegetativen Zellen der Pflanzen die Bastardzahlen finden. Aber auch das war nicht der Fall. Und damit war durch Winklers hervorragende Untersuchungen selbst die Pfropfbastardnatur seiner Pflanzen widerlegt worden.

Fig. 128.
Schematischer Durchschnitt durch den Vegetationspunkt einer Periklinalchimäre aus einer schwarzen und einer weißen Art. Nach Baur.

Was sind nun aber dann diese merkwürdigen Gebilde? Baur, der gleichzeitig mit Winkler über den gleichen Gegenstand experimentierte, vermochte die wahrscheinliche Lösung zu geben. Sie ergibt sich aus seinen interessanten Befunden über Periklinalchimären. Wir haben oben bereits Winklers Chimären kennen gelernt, die die enge Ver-

wachsung von Tomaten- und Nachtschattenteilen zu einer Einheit darstellten. Hier waren aber die beiden heterogenen Anteile nebeneinander angeordnet. Unter Periklinalchimäre versteht aber Baur das Durcheinanderwachsen zweier verschiedener Arten in der Form, daß das Gewebe der einen Art das der anderen vollständig einhüllt, also gewissermaßen das eine der Hand, das andere dem Handschuh zu vergleichen ist. Oder mit anderen Worten, bei einer Periklinalchimäre steckt ein Blatt, ein Stengel, ein Vegetationspunkt einer Pflanze in der Haut der anderen, wie es das Schema Fig. 128 illustriert. Diese Periklinalchimären sind aber nichts als eine Abart der gewöhnlichen Chimären, die die beiden Bestandteile nebeneinander zeigen. Wenn an dem Vegetationspunkt einer künstlich erzeugten Chimäre die beiderlei Gewebe zusammenstoßen und sich an dieser Stelle ein Blatt bildet, dann kommt ein solches Nebeneinander, eine Sektorialchimäre, zu stande. Die Periklinalchimären konnte nun Baur in folgender Weise herstellen. Er benutzte die allbekannten Pelargoniumarten, die in grünen und weißblättrigen Formen vorkommen. Letztere können sich aber nicht allein ernähren und gedeihen daher nur, wenn man sie auf einer grünblättrigen Pflanze wachsen läßt. Und aus solchen Doppelpflanzen vermochte Baur ähnliche Chimären mit grünweißen Blättern zu erzielen, wie sie Winkler bei Solanum erhalten hatte, also Sektorialchimären mit den verschiedenen Anteilen grüner und weißer Blätter. Wenn nun an dem Vegetationspunkt solcher Chimären grüne und weiße Gewebspartien aneinanderstoßen, kann es wohl vorkommen, daß das weiße Gewebe sich außen ein wenig über das grüne hinüberschiebt,

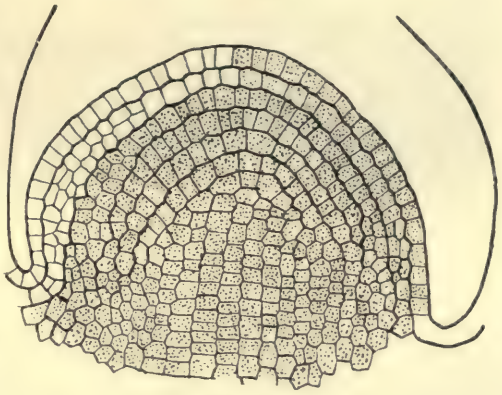


Fig. 129.
Schematischer Durchschnitt durch den Vegetationskegel einer weißgrünen Chimäre, die oben links geeignet ist, den Ausgangspunkt für eine Periklinalchimäre zu liefern. Nach Baur.

sodaß an einer solchen Stelle unter einer weißen Außenlage eine grüne Innenlage sich findet, wie es Fig. 129 darstellt. Wächst nun hier ein Blatt aus, so ist eine Periklinalchimäre entstanden mit außen weißen Zelllagen und innen grünen Schichten. Ein solches Blatt sieht dann aus, wie es Fig. 130 (links) zeigt, grün mit weißem Rand. Würde man einen Querschnitt hindurch legen, so erhielte man im Groben das Bild von Fig. 131*a*, die im Vergleich mit dem normalen Blatt *b* die äußere weiße Hülle zeigt, und das genaue mikroskopische Bild von Fig. 132*a* zeigt dann die farblose äußere Pallissadenparenchymschicht

Fig. 130.
Links Periklinalchimärenblatt von Pelargonium mit weißem Rand, rechts ein solches, das zeigt, wie die Haut der einen Pflanze für das übrige Blattgewebe der anderen zu eng ist. Nach Baur.

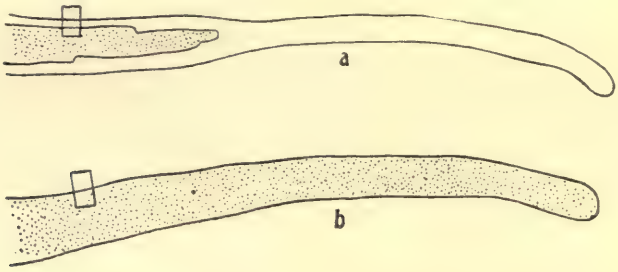


Fig. 131.
Schematischer Querschnitt durch den Blattrand, *a* einer grün-weißen Periklinalchimäre, *b* eines normalen grünen Blattes nach Baur.

unter der Epidermis, die beim gewöhnlichen Blatt (*b*) natürlich grün ist. Solche Periklinalchimären wurden mit nur der Epidermis der

weißen Pflanze, mit 2, 3 und mehr äußeren Zellschichten wie in noch komplizierterer Form erzeugt.

Wie verhalten sich solche Periklinalchimären nun zu Winklers Pfropfbastarden? Die Beziehung ergab sich Baur vor allem aus dem Verhalten der Nachkommenschaft dieser Pflanzen. Es ist eine Tatsache, daß die Geschlechtszellen der Blütenpflanzen aus der ersten unter

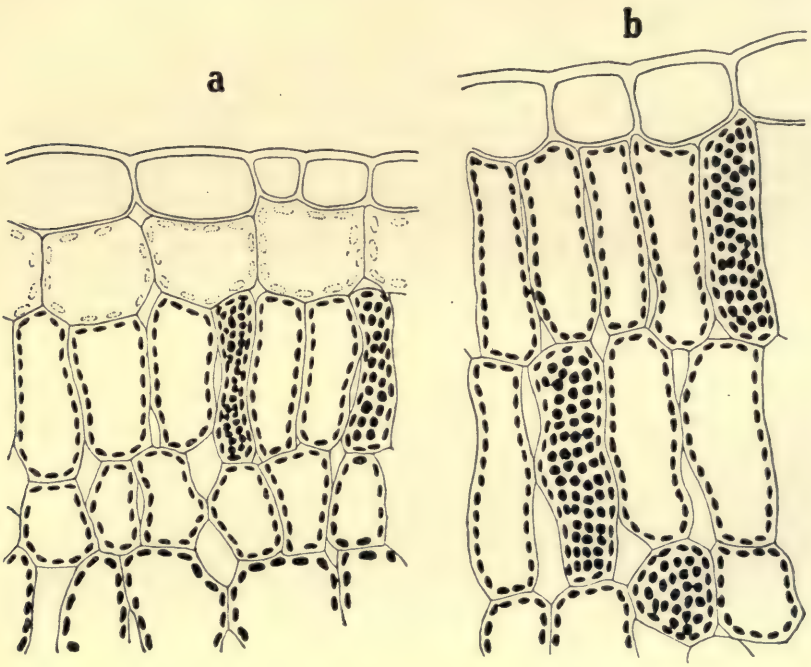


Fig. 132.
Die in Fig. 131 eingerahmten Stellen stärker vergrößert. Nach Baur.

der Hautschicht liegenden Zellage des Vegetationskegels ihren Ursprung nehmen. Ist diese Schicht bei einer solchen Periklinalchimäre der weißen Pflanze angehörig, so kann von ihr aus also auch nur Samen weißer Beschaffenheit gebildet werden, umgekehrt, wenn diese Schicht grün ist, nur grüner Samen, und das war auch in der Tat der Fall. Nun haben wir schon die von Winkler festgestellte Tatsache erfahren, daß die Nachkommen seiner Pfropfbastarde stets nur dem einen Elter

entsprechen, dem auch der Habitus des Bastards mehr glich. Wenn die vermeintlichen Pfropfbastarde aber Periklinalchimären sind, dann ist dies Verhalten nicht nur auf das einfachste erklärt, sondern muß sogar postuliert werden. Der Nachweis, daß diese Annahme richtig ist, kann nun nach dem was wir früher hörten, auf einfache Weise geführt werden: da die Chromosomenzahlen der beiden Stammarten so sehr verschieden sind, so muß ja leicht festzustellen sein, ob in den äußeren Zellschichten die eine, in den inneren die andere Zahl sich findet. Und das ist denn in der Tat, wie Winkler feststellte, der Fall: Der vermeintliche Pfropfbastard Solanum tubingense ist wirklich eine Periklinalchimäre mit einer Tomatenzellschicht außen, die das innere Nachtschattengewebe umschließt.

Aber auch für den Crataegomespilus wie den Cytisus Adami konnte Baur das Gleiche feststellen, nachdem schon früher ihre anatomische Untersuchung die Zusammensetzung aus den getrennten Geweben der beiden Mutterpflanzen erwiesen hatte. Ersterer ergab bei der Fortpflanzung reine Crataegussämlinge, es ist also zu erwarten, daß die subepidermale Zellschicht dem Weißdorn angehört. In der Tat zeigte sich bei mikroskopischer Untersuchung, daß die Epidermis eine typische Mispelhaut, das innere aber Weißdorngewebe ist. Und mit dem Cytisus Adami ist es nicht anders: er ist ein Laburnum vulgare mit der Haut eines Cytisus purpureus, wie schon Macfarlane wußte. Der Bizzarrien braucht wohl nun gar keine Erwähnung mehr getan zu werden, sie erweisen sich ohne weiteres als einfache Sektorialchimären. Noch fehlt diesen Folgerungen ein Schlußstein: die künstliche Erzeugung dieser Chimären auf einem durch solche Interpretation vorgezeichneten Weg. So wenig ihre erste Entstehung bekannt ist, so wenig ist das bisher gelungen. Doch sprechen nunmehr alle Tatsachen so sehr für Baurs Lösung des Problems, daß man wohl sagen darf, daß es nur eine Frage der Zeit ist, daß auch jener letzte Stein zugefügt wird.

Ist damit die Frage der Pfropfbastarde definitiv als erledigt zu betrachten? Es wäre sicher voreilig, einen solchen Schluß zu ziehen, wenn er auch sehr viele Wahrscheinlichkeiten für sich hat. Winkler selbst verfügt auch noch über einen Fall, der durch die Deutung als Periklinalchimäre nicht betroffen wird, sein Solanum Darwinianum.

Denn hier fand er eine Chromosomenzahl, die eine Kombination der Zahlen von Tomate und Nachtschatten darstellt, nämlich 48. Es bleibt somit abzuwarten, wie sich diese letzte Möglichkeit der Existenz eines Pfropfbastards aufklärt. Soviel aber kann man jetzt schon sagen, daß die Anschauung, daß durch die Erzeugung der vegetativen Bastarde die ganzen Fundamente der Befruchtungs- und Vererbungslehre erschüttert werden, zunächst noch nicht als begründet zu betrachten ist. Dagegen wird diesen Periklinalchimären, wie überhaupt den Chimären, weiterhin eine ganz außerordentliche Bedeutung für die Lösung entwicklungsmechanischer, morphogenetischer und physiologischer Fragen zukommen.

Achtzehnte Vorlesung.

Die cellulären Grundlagen der Bastardlehre. Mendelismus und Chromosomentheorie.

Bei der Besprechung der Hauptergebnisse der Bastardlehre sahen wir, daß die Resultate einer jeden Kreuzung in erster Linie bedingt sind durch die ererbte Konstitution der Gameten oder Geschlechtszellen. Und da liegt es nahe, sich die Frage vorzulegen, ob es nicht möglich sein sollte, durch das Studium jener Zellen und das Verhalten ihrer Bestandteile etwas weiter in das Wesen der Vererbungserscheinungen einzudringen. Nun haben die außerordentlich eingehenden morphologischen wie experimentellen Studien der letzten Jahrzehnte uns gerade mit der Lebensgeschichte der Geschlechtszellen in so gründlicher Weise bekannt gemacht, daß man wohl sagen kann, daß, wenn überhaupt in dieser Richtung etwas zu erreichen ist, wenigstens der Weg schon sichtbar sein muß. Es hat sich nun in der Tat ergeben, daß man im stande ist, eine enge Beziehung zwischen den Erscheinungen der Geschlechtszellengeschichte und der experimentellen Erblichkeitslehre zu statuieren. Ihr Wert für die weiteren Fortschritte der Erblichkeitslehre wird allerdings sehr verschieden eingeschätzt. Es ist

bemerkenswert, daß gerade manche führenden Geister der Vererbungswissenschaft sich den Ergebnissen der Zellforschung gegenüber ablehnend verhalten. So zitiert Johannsen gelegentlich Galtons Satz: „Die Zellen und ihr Inhalt sind für die mikroskopierenden Biologen ungefähr dasselbe wie die Briefbündel enthaltenden Postsäcke für Neugierige am Fenster eines Postamts. Die Leute können schon gewisse Schlüsse über den Postdienst machen — aber was in den Briefen steht, können sie gar nicht wissen." Seine eigene Ansicht harmoniert recht wohl mit solchem extremen Skeptizismus: „Es will mir scheinen, daß die hohe Entwicklung, welche die Cytologie in der neuesten Zeit erreicht hat, für die eigentlichen Erblichkeitsstudien gar nicht fruchtbar gewesen ist, ... Wer weiß, wir erleben vielleicht, daß die berühmten Chromatingebilde sich als für Erblichkeit irrelevant zeigen, während nicht sichtbare chemische Konstellationen als Grundlagen der in Frage kommenden Einzeleigenschaften angenommen werden." Man muß in der Tat zugeben, daß es besser ist, in diesen Dingen nicht gar zu optimistisch zu sein; sicher hat Tschermak im Wesentlichen recht, wenn er meint, daß es besser sei, wenn die celluläre und biologische Erblichkeitsforschung zunächst rein auseinander gehalten werden. Ohne Zweifel ist die Gefahr von Zirkelschlüssen bei unvorsichtiger Vermengung der Ergebnisse der beiden Richtungen gegeben. Andererseits darf aber nicht verkannt werden, daß die Studien an den Geschlechtszellen zu so bemerkenswerten Resultaten geführt haben, daß die experimentell-biologische Arbeitsrichtung unmöglich sie vernachlässigen kann. Auch die Entwicklungsmechanik hatte sich von der Zellenlehre abgewandt, ja ein berühmter Führer jener Disziplin meinte einmal, die Zelle sei überhaupt kein selbständiges Objekt kausal-experimenteller Forschung. Und doch ist diese Wissenschaft jetzt an einem Punkte angelangt, an dem die cellulären Studien beginnen in das Zentrum der Fragestellungen zu rücken. Und so wird auch die Vererbungswissenschaft, selbst wenn sie sich zunächst fernhalten sollte, früher oder später zur Zelle zurückkehren müssen. Ob es dann vielleicht mehr die Zellchemie als die Zellmorphologie sein wird, die ins Vordertreffen kommt, ist eine Frage der Zukunft. An einem Punkt der Erblichkeitslehre, dem Problem der Geschlechtsbestimmung, sind wir sogar schon jetzt so weit, daß die

biologischen und cellulären Studien mit bestem Erfolg Hand in Hand gehen. Wir werden bald näheres darüber erfahren.

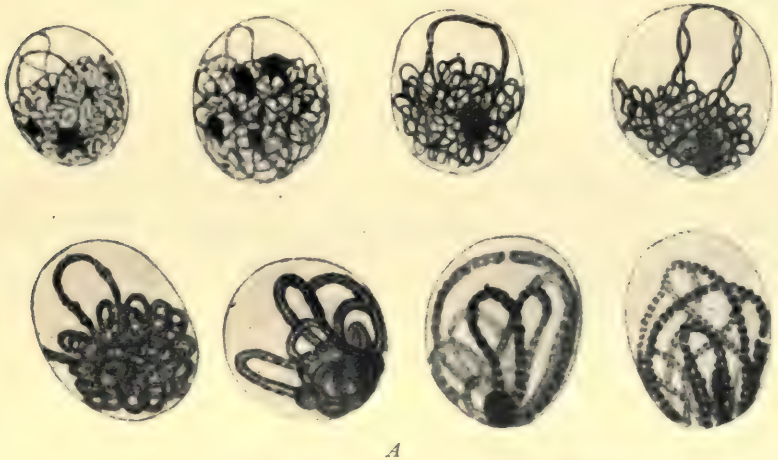
Die Vorstellungen, die man sich augenblicklich über die cellulären Grundlagen der Vererbungserscheinungen gebildet hat, bedeuten in ihrer Gesamtheit ein wohlgeschlossenes Tatsachen- und Gedankengebäude. Wenn man trotzdem noch nicht im stande ist, es als gesicherte Basis der ganzen Vererbungslehre zu betrachten — und wir beschäftigen uns daher auch hier erst am Ende der Betrachtung des biologischen Materials damit — so hat das darin seinen Grund, daß es wohl keinen Punkt des Gebäudes gibt, an dem sich nicht auch eine andere Interpretation des Tatsachenmaterials durchführen läßt. Und nur an wenigen Punkten des Ganzen konnte bisher durch eindeutige experimentelle Ermittlungen ein definitiver Entscheid getroffen werden. Wir wollen aber in diesen Vorlesungen die eigentlich cellulären Fragen möglichst in den Hintergrund stellen und sie nur soweit zur Beantwortung heranziehen, als es unumgänglich im Rahmen des Ganzen notwendig ist. Und deshalb wollen wir uns auch jetzt nicht darauf einlassen, die einzelnen strittigen oder angreifbaren Punkte in dem Ganzen der cellulären Begründung der Erblichkeitslehre zu diskutieren. Es sei vielmehr einfach in großen Zügen die interessante Parallele vorgeführt, die sich zwischen den Erscheinungen der Erblichkeit und jenen der Geschichte der Geschlechtszellen ergeben hat. Die Darstellung gibt dabei die Gesamtheit jener Anschauungen wieder, die sich deshalb der allgemeinsten Anerkennung erfreuen, weil sie in geschlossener Kette einer Fülle von Tatsachen gerecht werden. Wie gesagt, kann an vielen Punkten die Kritik ansetzen und tut es auch; sie sei hier aber in der Hauptsache unterdrückt, in der Überzeugung, daß erst dann ein Haus eingerissen werden soll, wenn die neuen Pläne für den Wiederaufbau fertig sind.

Wir wissen aus der einleitenden Vorlesung, daß in dem Zellkern der Träger der Erblichkeit zu erblicken ist. Wir wissen weiterhin, daß mit aller Wahrscheinlichkeit innerhalb des Kerns die Chromosomen das materielle Substrat darstellen, an das die Erblichkeitserscheinungen geknüpft sind, gleichgiltig ob wir sie uns als auf materielle Partikelchen lokalisiert vorstellen oder nicht. Sodann wissen wir, daß die Zahl dieser Chromosomen für jede Organismenart konstant ist, daß aber

wahrscheinlich die einzelnen Chromosomen qualitativ verschieden sind. Endlich wissen wir, daß bei der normalen Befruchtung Ei und Samenzelle die gleiche Zahl und die gleichen Qualitäten von Chromosomen im Befruchtungskern zur Vereinigung bringen. Diese Zahl ist aber die Hälfte der Normalzahl, sodaß letztere nach der Befruchtung wieder hergestellt ist. Es richtete sich nun die Aufmerksamkeit der Forscher vor allem auf die Frage, wie diese Zahlenhalbierung vollzogen wird, und die Forschungen über diesen Punkt sind es, von denen aus die Beziehungen zwischen cellulären Vorgängen und Bastardlehre sich feststellen ließen.

Eine jede befruchtungsbedürftige Geschlechtszelle, Ei oder Samenzelle tierischer oder pflanzlicher Natur (im Pflanzenreich sind vielfach die hier behandelten Prozesse durch den eigenartigen Generationswechsel nicht direkt mit der Geschlechtszellenbildung verknüpft, was aber keine prinzipielle Änderung bedingt) erfährt, bevor sie befruchtungsfähig wird, eine zweimalige Teilung. Diese Reifeteilungen sind es, die auf das engste mit der Halbierung der Chromosomenzahl zusammenhängen. Nun zeigte es sich, daß aber bereits im Beginn dieser Teilungen in der mitotischen Figur nur die Hälfte der der Art zukommenden Chromatinelemente sichtbar ist; die Elemente unterscheiden sich allerdings deutlich von gewöhnlichen Chromosomen durch den Aufbau aus mehreren Teilstücken; man nennt sie wegen einer besonders typisch auftretenden Einteilung Tetraden. Ihre Entstehung muß somit zuerst klar sein, ehe ihre Verteilung bei den Reifeteilungen verstanden werden kann. Wurde nun das Verhalten des Kernchromatins der Geschlechtszellen soweit zurückverfolgt, bis man an den Punkt ankam, an dem sie soeben aus der letzten Teilung der Urgeschlechtszellen hervorgegangen waren, — es folgt also bis zur Reifeteilung keine weitere Teilung mehr, der Zwischenraum der Entwicklung wird vielmehr durch das Wachstumsstadium der Geschlechtszellen ausgefüllt — so fand man stets, daß im Kern eine Reihe absonderlicher Veränderungen des Chromatins vorgingen. Sie beginnen mit einer dichten Aufknäuelung des Chromatinfadens, die man Synapsis nennt, auf die Umwandlungen folgen, die besonders markant im Bukettstadium erscheinen, in dem die einzelnen Schleifen, in die sich nach der Synapsis der Faden auflöst, zu einem

Kernpol orientiert erscheinen. Und als Schluß der synaptischen Phänomene, wie man auch die ganze Periode nennt, aus der sich einige Stadien in Fig. 133 reproduziert finden, erscheint dann zum ersten Mal im Kern die halbe, reduzierte Zahl der Chromosomen in Tetradenform. Kein Zweifel, daß hier während der Synapsis die



A

B

Fig. 133.

A Acht aufeinanderfolgende Stadien der synaptischen Phänomene im Spermatozytenkern von Fasciola hepatica. Nach Schellenberg.

B Bukettstadium aus einer Spermatozyte von Pamphagus zur Demonstration der feineren Chromosomenstruktur. Nach Granata.

Halbierung der Chromosomenzahl zur Halbzahl von Tetraden stattfinden muß.

Über die Art, wie dies geschieht, gehen die Meinungen auseinander. Wenn wir uns der einfachsten Auffassung hier der leichteren Darstellbarkeit halber anschließen — wir haben ja in dieser Vorlesung darauf verzichtet, strittige Punkte zu erörtern, werden einer anderen Auffassung

außerdem noch begegnen — so ereignet sich der Vorgang der Tetradenbildung, die Pseudoreduktion, in der Art, wie es nebenstehendes Schema, Fig. 134, wiedergibt. Es sind 4 verschiedene Chromosomenschleifen angenommen, die durch verschiedene Schraffierung unterschieden sind. Diese legen sich, wie *b* zeigt, paarweise parallel aneinander, konjugieren, sodaß dann die im Bukettstadium vorhandenen — Fig. 133 — verdoppelten Chromosomenschleifen aus zwei eng miteinander verbundenen Einzelchromosomen bestehen, wie Fig. *c* zeigt. Die weiteren Umwandlungen *d*—*f* bestehen nur in charakteristischen Verkürzungen, die schließlich zu den verschiedenartig gestalteten Tetraden der Reifeteilung führen. Die Pseudoreduktion während der Synapsis besteht also darin, daß sich je zwei Chromosomen vereinigen, jede Tetrade, die in die Reifeteilung eintritt, besteht also, welches auch ihre Form sei, aus

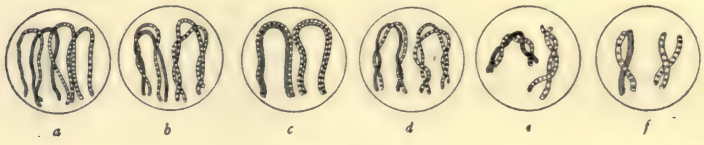


Fig. 134.

Schema der Bildung der Doppelchromosome während der Synapsis. *a* die 4 Chromosomenformen, *b* die parallele Konjugation, die in *c* vollendet ist, *d*—*f* Verkürzung zu den 2 Doppelchromosomen (Tetraden) nach Grégoire.

zwei ganzen vereinigten Chromosomen. Es sind also im Beginn der Reifeteilung noch alle Chromosomen in den Geschlechtszellen vorhanden, aber sie sind paarweise zur halben Zahl von Chromatinelementen, den Tetraden, vereinigt. Und jetzt sind wir vorbereitet zu erfahren, was in den Reifeteilungen geschieht: Das Wesen der Reifeteilungen besteht darin, daß in einer von beiden die paarweise miteinander vereinigten ganzen Chromosomen von einander getrennt werden, sodaß jetzt jede Tochterzelle nicht nur die halbe Zahl von Chromatinelementen sondern auch die halbe Zahl der vorhandenen Chromosomen besitzt.

Fig. 135*A*—*E* und 136*A*—*C* gibt den Verlauf der zwei Reifeteilungen in einem Schema wieder, das sich eben so gut auf tierische Samenzellen als auf pflanzliche Pollenkörner beziehen kann. Bei den Eizellen ist die Reifung im Prinzip ebenso und nur im Detail insofern verschieden,

daß von den 4 entstehenden Zellen 3 winzig klein sind und als sogenannte Richtungskörper nicht mehr befruchtungsfähig sind, wie aus der Fig. 2 S. 11 zu erkennen ist. Es ist in nebenstehendem Schema angenommen, daß die Normalzahl der Chromosomen sechs beträgt. In der reifefähigen Geschlechtszelle finden sich somit 3 Chromatinelemente, von denen jedes aus zwei Chromosomen, einem schwarzen und einem punktierten zusammengesetzt ist. Es ist hier nun angenommen, daß die erste der beiden Reifeteilungen diejenige ist, in der die ganzen

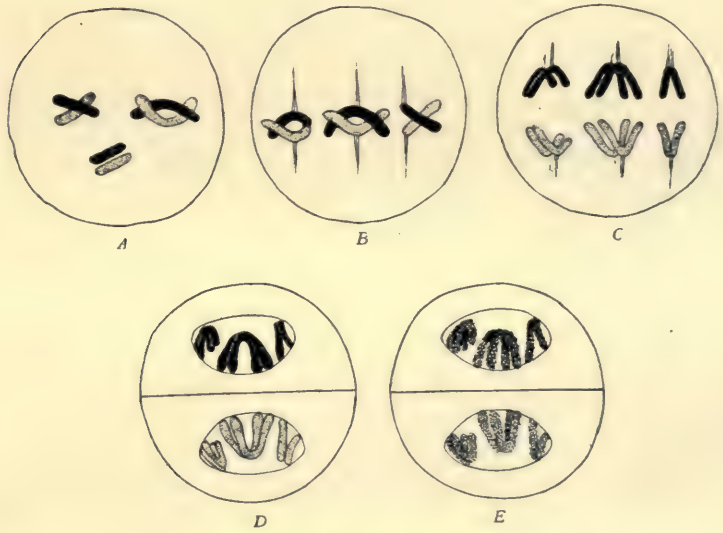


Fig. 135.
Schema des Verlaufes der Reduktionsteilung bei Annahme von drei Tetraden. Erklärung im Text.. Nach Grégoire.

Chromosomen voneinander entfernt werden, die Reduktionsteilung. In *B* sieht man die Chromatinelemente in der Äquatorialplatte der (nur angedeuteten) Teilungsfigur eingestellt. In *C* weichen aber zu jedem Teilungspol entweder schwarze oder punktierte Chromosomen auseinander. Daß hier nun ein jedes bereits wieder doppelt erscheint, ist eine unwesentliche Besonderheit: die Teilung der Chromosome für die zweite Reifeteilung wird so früh schon angedeutet; in vielen Fällen geschieht das sogar schon auf dem Stadium *A*. Die beiden aus der 1. Reifeteilung

hervorgegangenen Zellen haben somit jede (*D*) die Hälfte der (längsgespalten erscheinenden) Chromosomen, jede 3 von den 6 Chromosomen, die den Zellen sonst typisch zukämen. Fig. 136*A*, *B*, *C* zeigt dann den Verlauf der 2. Reifeteilung. Sie geht wie eine gewöhnliche Zellteilung vor sich, bei der die einzelnen Chromosomen der Länge nach halbiert werden, was ja schon vorher in der Verdoppelung in Fig. 135*C* angedeutet war. Diese sogenannte Äquationsteilung, deren Bedeutung übrigens bei dieser Darstellungsweise gänzlich unklar ist, hat für die weiteren Betrachtungen zunächst keine Bedeutung. Das gesamte Interesse konzentriert sich auf die Reduktionsteilung, bei der die ganzen Chromosomen auf zwei Zellen verteilt werden.

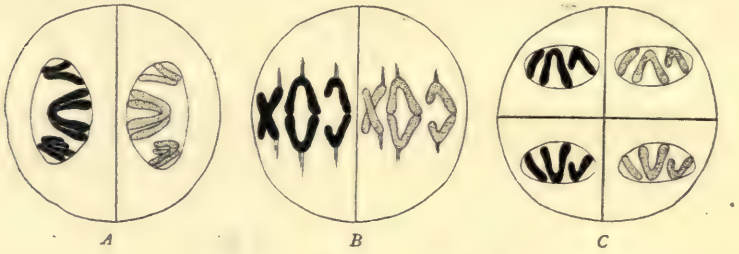


Fig. 136.
Schema des Verlaufes der Aequationsteilung, an Fig. 135 anschließend. *A* folgt auf 135*E*, ist nur um 90° gedreht. Nach Grégoire.

Im Schema ist es nun so dargestellt worden, daß die eine Zelle alle schwarzen, die andere alle punktierten Chromosome erhielt. Und das führt zu der Frage, ob es denn gleichgiltig ist, in welcher Weise die Verteilung erfolgt. Die Antwort können wir bereits auf Grund dessen geben, was wir in der ersten Vorlesung erfuhren. Wir hörten dort, daß Boveri der Beweis gelungen ist, daß die verschiedenen Chromosomen einer Zelle verschiedene Qualität haben. Wir wissen ferner, daß die Samenzelle mit ihrer Chromosomenhälfte die gleichen Eigenschaften zu übertragen im stande ist, wie die Eizelle mit der ihrigen. Denn bei der Bastardierung ist es meist gänzlich gleichgiltig, welche von den Elternformen der Vater resp. die Mutter ist. Aber auch jede reife Geschlechtszelle muß allein in ihrer Chromosomenhälfte sämtliche Eigenschaften vertreten besitzen. Denn aus einem Seeigelei entsteht bei künstlicher

Parthenogenese der gleiche Seeigel wie aus dem befruchteten Ei, und ein kernloses Seeigeleifragment, das befruchtet wird, also nur den Samenkern enthält (sozusagen männliche Parthenogenese) gibt ebenfalls eine richtige Seeigellarve. Es muß also der reife Ei- wie Samenkern sämtliche Chromosomenarten, eine ganze „Chromosomengarnitur" (Heider) besitzen. Das befruchtete Ei muß somit jede Chromosomenart zweimal enthalten, nämlich einmal mütterlicher, einmal väterlicher Herkunft. Wenn sich also die Geschlechtszellen der kommenden Generation bilden, müssen sie ebenfalls zur Hälfte väterliche, zur Hälfte mütterliche Chromosomen enthalten, die ihnen im Lauf der Zellgenerationen vom Ei her durch die ganze Entwicklung hindurch — die Keimbahn! — überliefert wurden. In der Synapsis vereinigen sich aber die Chromosomen paarweise; in der Reduktionsteilung werden die Paare auf zwei Zellen verteilt; jede der Zellen besitzt wieder alle Chromosomenarten, die vor der Reifung doppelt vorhanden waren; von diesen stammte die Hälfte von dem Vater, die Hälfte von der Mutter: Folglich können die beiden Chromosomen, die sich in der Synapsis vereinigten, nur je ein väterliches und je ein mütterliches Chromosom der gleichen Qualität gewesen sein!

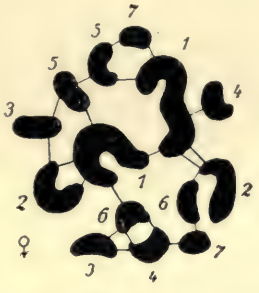


Fig. 137.
Die Chromosomengarnitur einer Ureizelle der Wanze Protenor belfragei mit 14 Chromosomen, die sich in 7 unter sich verschiedene Paare ordnen lassen. Nach Wilson.

Nun gibt es Objekte, bei denen die Verschiedenheit der Chromosomen nicht nur in mühsamem Experiment erschlossen werden kann, wo sie vielmehr dem Auge sichtbar ist. Nebenstehende Fig. 137 gibt den Chromosomenbestand einer Wanze wieder, der deutlich die verschiedene Größe und Form der einzelnen Chromosomen zeigt. Und in solchen Fällen wurde nun des öfteren festgestellt, daß jede Größenart von Chromosomen zweimal vorhanden ist. In der Abbildung sind sie durch gleiche Nummern gekennzeichnet. Nach der Pseudoreduktion in der Synapsis sind aber, wie wir wissen, die Chromosomen paarweise zu Doppelelementen vereinigt, die nun wieder alle jene Chromosomengrößen aufweisen. Es haben sich somit je zwei gleichwertige Chromosomen

vereinigt. Nach dem vorhin ausgeführten können dies aber nur je ein vom Vater und der Mutter stammendes gewesen sein. Da nun in der Reduktionsteilung die Chromosomenpaare von einander getrennt werden, so ist damit auch gesagt, daß diese Teilung väterliche und mütterliche Chromosomen trennt.

Und nun kehren wir zu unserem Ausgangspunkt zurück. Angenommen, die Chromosomen sind die Träger der erblichen Eigenschaften, und angenommen, ein Chromosom bedinge eine Einzeleigenschaft, dann

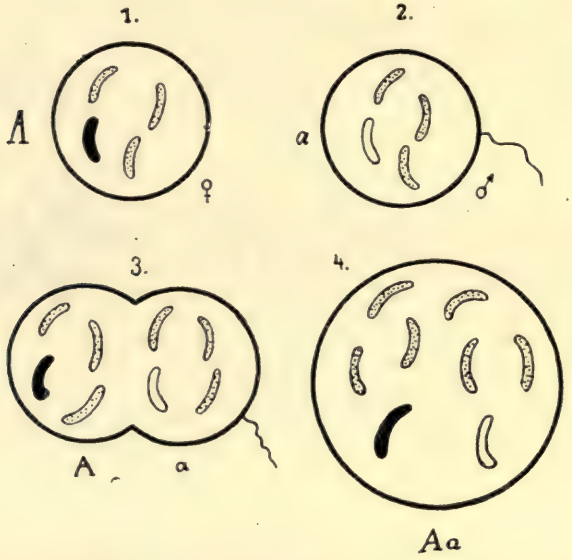


Fig. 138.
Schema des Verhaltens der Chromosomen bei der Bastardbefruchtung (in Anlehnung an Heider).

können wir uns in folgender Weise ableiten, was mit den betreffenden Chromosomen bei einer Bastardierung geschieht. Angenommen, die Normalzahl beider Bastardeltern sei 8 Chromosomen, so haben ihre Geschlechtszellen als reduzierte Zahl 4. Nehmen wir nun an, von diesen vieren bedinge eines bei der Bastardmutter ein schwarzes Fell. Wir können dann die 3 Chromosome der reifen Eizelle, die zu den anderen Eigenschaften des Tieres gehören, punktiert wiedergeben und das Schwarzfellchromosom schwarz. Der Bastardvater unterscheide

sich von der Mutter durch ein weißes Fell und habe dementsprechend außer den drei punktierten ein weißes Chromosom. Die Geschlechtszellen der *P*-Generation sehen dann so aus, wie es Fig. 138 1, 2 zeigt. 3 gibt deren Vereinigung bei der Befruchtung wieder und 4 zeigt den Chromosomenbestand des Bastards in F_1. Fig. 139 stellt nun dar, wie

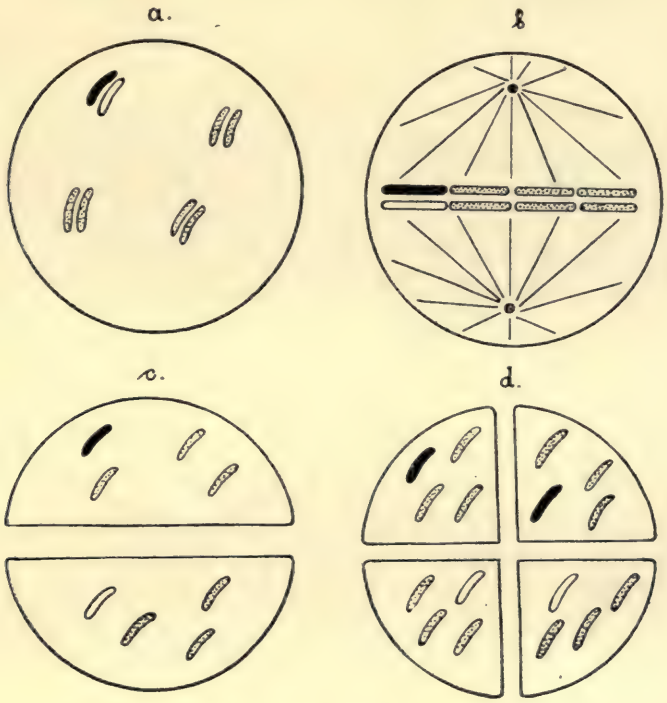


Fig. 139.

Das Verhalten der Chromosomen bei der Reifung der Geschlechtszellen des Bastards *Aa* von Fig. 138, schematisch dargestellt.

in diesem Bastard die Reifung der Geschlechtszellen verlaufen muß. In der Synapsis vereinigen sich die homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen paarweise. Es kommen somit 3 punktierte Paare zusammen und natürlich auch das schwarze Fellfarbechromosom mit dem weißen Vertreter der entsprechenden Eigenschaft (*a*). So treten nun die Chromosomenpaare in die Reduktionsteilung ein (*b*) und werden

dort auseinandergeteilt, sodaß jede Tochterzelle drei punktierte Chromosomen erhält, die eine aber dazu ein schwarzes, die andere ein weißes (*c*). Da aber die zweite Reifeteilung, die eine gewöhnliche Zellteilung darstellt, an dieser Verteilung nichts mehr ändert, so ist das Endresultat, daß zwei Sorten von Geschlechtszellen entstehen: eine, die in Bezug auf die Fellfarbe nur das schwarze Chromosom, eine die nur das weiße enthält, d. h. mit anderen Worten, nichts anderes als in Bezug auf jene Eigenschaften reine Gameten (*d*). Es werden also von beiden Ge-

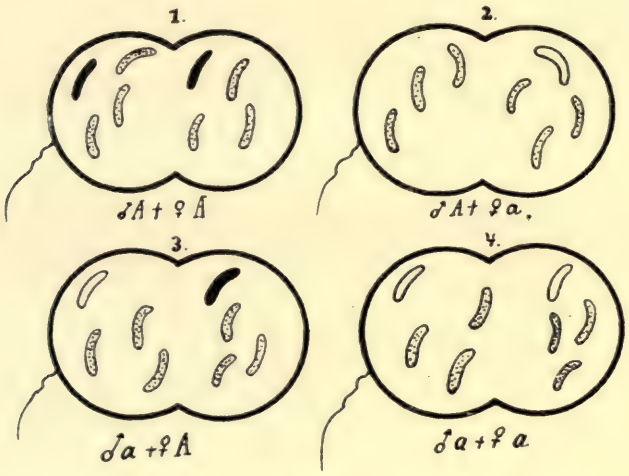


Fig. 140.

Schema der 4 Möglichkeiten der Befruchtung zwischen zwei Gameten des Bastards *Aa*, deren Bildung in zwei nach den Farbchromosomen verschiedenen Arten Fig. 139 zeigte.

schlechtern in F_1 die zwei Sorten von Gameten gebildet. Bei der Befruchtung zwischen zwei solchen Bastardindividuen können sich somit die Geschlechtszellen auf 4 Arten je nach Zufall zusammenfinden, wie es Fig. 140 zeigt. Entweder kommen zwei Gameten mit schwarzen Chromosomen zusammen, oder die Samenzelle hat das schwarze, die Eizelle das weiße Chromosom oder das Umgekehrte ist der Fall, oder endlich beide kopulierende Gameten haben das weiße. Nennen wir das schwarze Chromosom aber *A*, das weiße *a*, so haben wir hier ganz klar das Mendelsche Spaltungsverhältnis für F_2: $AA : Aa : aA : aa$.

Es ist klar, daß das, was jetzt für ein Chromosom ausgeführt wurde, ebenso gut sich für mehrere ausführen läßt. Die folgenden Figuren 141, 142 stellen das gleiche für zwei Eigenschaftsträgerpaare dar, um zu zeigen, daß auch das völlig unabhängige Mendeln einer jeden Einzeleigenschaft in den Chromosomenverhältnissen eine gute Dar-

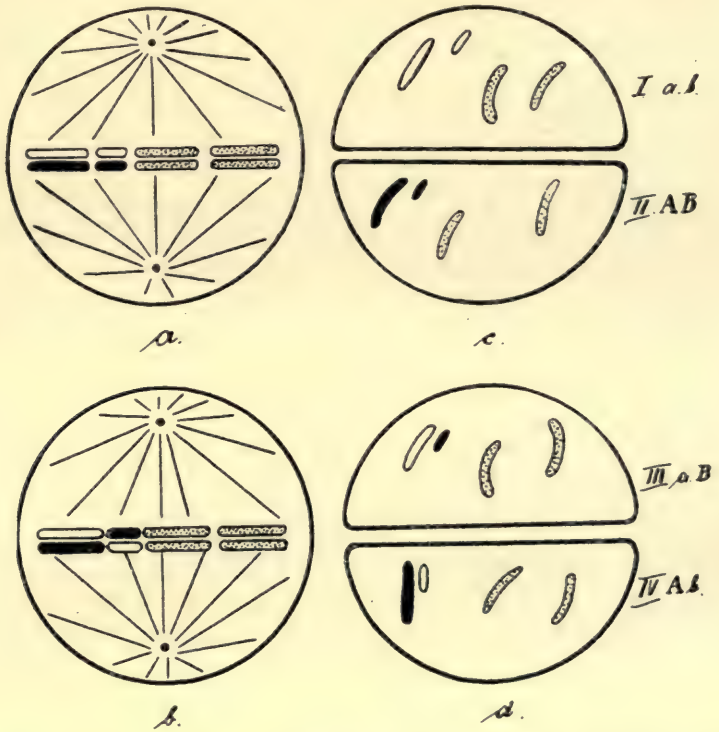


Fig. 141.
Die zwei möglichen Arten der Verteilung von 2 verschiedenen Chromosomenpaaren bei der Reifeteilung der Geschlechtszellen eines Dihybriden. Es können 4 Arten von Gameten I—IV gebildet werden.

stellung findet. Es sind wieder 4 Chromosomenpaare angenommen, von denen zwei in Betracht gezogen werden; ein großes und ein kleines schwarzes im einen Elter, ein großes und ein kleines weißes im anderen. Wenn diese sich in der Synapsis paarweise vereinigen, so können sie so in die erste Reifeteilung eingehen, wie es Fig. 141*a* zeigt; es werden dann

die Hälfte der Gameten nach der Teilung die beiden schwarzen, die andere Hälfte die beiden weißen bekommen (*c*). Da aber die Einstellung der Paare in der Äquatorialplatte der Reifeteilung doch wohl vom Zufall abhängt, so könnte sie auch so sein, wie Fig. 141*b* zeigt; tritt hier die Teilung ein, so erhält jede Zelle ein schwarzes und ein weißes (*d*). Wir sehen somit, daß 4 Arten von Gameten gebildet werden können, die die 4 möglichen Kombinationen der zwei Chromosomenpaare darstellen. Heißen die schwarzen Chromosomen *A* und *B*, die weißen *a* und *b*, so werden die Gameten *AB*, *Ab*, *aB*, *ab* gebildet, genau wie wir es für den mendelnden F_1-Bastard bei Dihybridismus forderten. Da in beiden Geschlechtern aber das gleiche der Fall ist, so können sich bei der Befruchtung 4 × 4 = 16 Kombinationen der Gameten ergeben, wie sie in Fig. 142 dargestellt sind. Also auch für den Dihybridismus und selbstverständlich auch für den Polyhybridismus läßt sich in gleicher Weise die Ableitung aus den Chromosomenverhältnissen gestalten.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Herleitung der Mendelschen Zahlen aus dem Verhalten der Chromosomen im höchsten Maß bestechend ist und, falls sie der Kritik stand zu halten vermag, der Erklärung der Spaltungsregeln eine sichere Basis schafft. Leider ist das für die so geistreiche Interpretation der cellulären Tatsachen nicht der Fall. Sie scheitert an einem im Rahmen jenes Gedankengangs nicht zu überbrückenden Punkt, an der Chromosomenzahl. Es sind bereits jetzt eine Anzahl von Mendelfällen analysiert, bei denen mehr Allelomorphe bekannt sind als Chromosomen existieren, und dabei sind doch in solchen Fällen nur ein Teil der mendelnden Merkmale untersucht. Die Annahme, daß die Anlagen in großer Zahl innerhalb eines Chromosoms sich finden, läßt allerdings die reine Zahlenschwierigkeit beseitigen, aber dann versagt die Erklärung, sobald mehrere selbständig mendelnde Merkmalspaare betrachtet werden. Denn bei Lokalisierung in einem Chromosom müßten alle in einem solchen zusammengefaßten Merkmale korrelativ vererbt werden: es könnten unter allen Umständen nur zwei Gametenarten gebildet werden. Der der cytologischen Betrachtung der Vererbungsgrundlagen skeptisch Gegenüberstehende könnte daraus den Schluß ziehen, daß man daran sieht, wie wenig auf diesem Weg weiter-

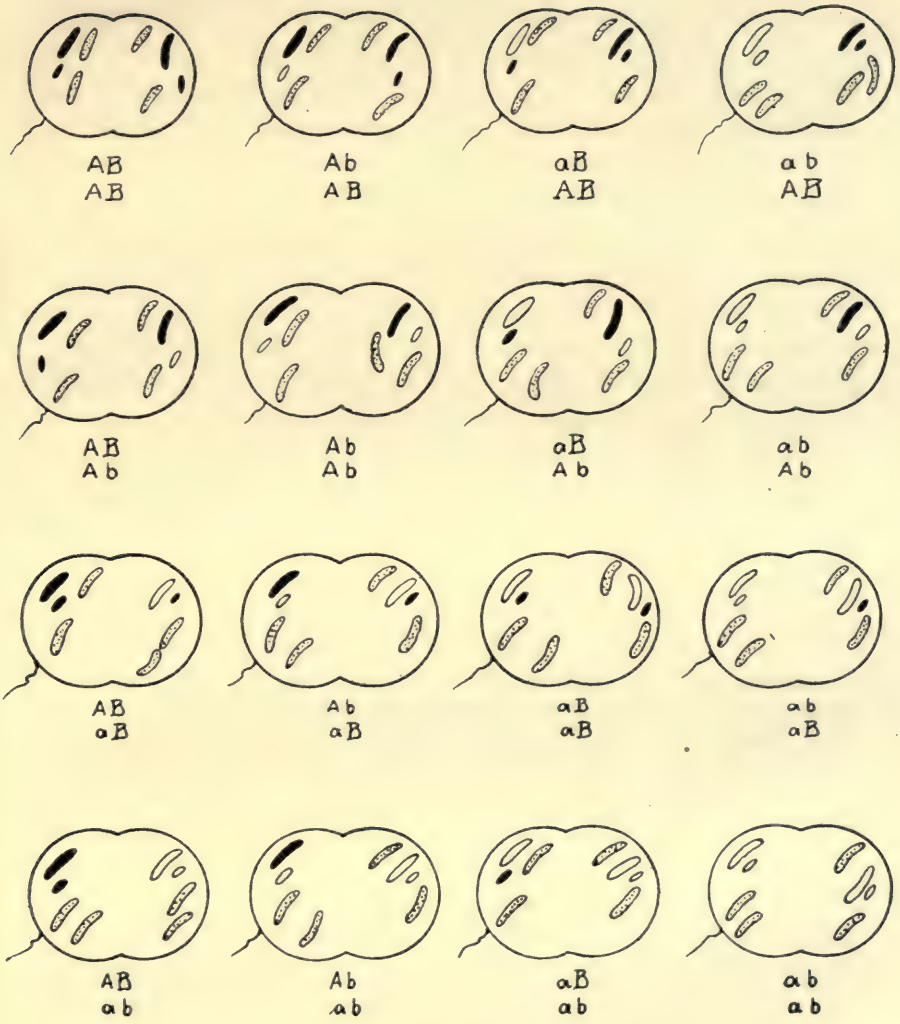


Fig. 142.

Die 16 Möglichkeiten, in denen sich die 4 Gametenarten des Dihybriden zur Erzeugung von F_2 kombinieren können. Die Buchstabensymbole ergeben das Kombinationsschema des Dihybridismus.

zukommen ist, und es muß zugegeben werden, daß dem der Zellforschung ferner stehenden alle diese Betrachtungen leicht als phantastische Konstruktionen erscheinen können. Wir sehen in der Tat in der Erblichkeitslehre jetzt eine Richtung, die diesen Standpunkt einnimmt und ihn insofern auch mit einem gewissen Recht einnimmt, als solche Skepsis eine heilsame Reaktion gegenüber dem allzugroßen Optimismus der verflossenen Zeit darstellt. Wer aber Gelegenheit hatte, die minutiösen Vorgänge in der Reifungsgeschichte der Geschlechtszellen näher zu studieren und dabei die ganz außerordentliche Einförmigkeit der subtilsten Erscheinungen durch die ganze belebte Organismenwelt hindurch zu bewundern, Erscheinungen, die so ganz ausschließlich auf diese Periode der Geschlechtszellen beschränkt sind, der muß, so fern er gewohnt ist, hinter den Dingen einen Sinn zu suchen, dazu kommen, Beziehungen zwischen den sichtbaren morphologischen Vorgängen und den experimentell ergründeten biologischen Erscheinungen anzunehmen. Es stehen daher derartige Gedankengänge auf keinem weniger wissenschaftlichen Niveau als z. B. Überlegungen über das Wesen der Dominanz.

Wir haben nun bereits eingangs erwähnt, daß viele von den Tatsachen, an die sich die vorgetragenen Gedankengänge anknüpfen, auch in anderer Weise interpretiert werden können. Und da ist es vor allen Dingen ein Punkt, für den sich neuerdings mit immer größerer Wahrscheinlichkeit eine andere Deutung ergibt, von der ausgehend sich die Schwierigkeiten der cytologischen Interpretation der Spaltungsgesetze leicht überwinden lassen. Wir haben gesehen, daß nach der sogenannten Synapsis die Chromosomen im Kern eine Doppelnatur zeigen und haben diese so interpretiert, daß je ein väterliches und mütterliches Chromosom sich parallel aneinander lagern, um dann in der Reduktionsteilung später getrennt zu werden. Es wird nun immer wahrscheinlicher, daß diese Doppelnatur der Fäden eine andere Bedeutung hat: daß sie nämlich eine Anordnung der Bestandteile eines Chromosoms in zwei Längshälften bedeutet, also die Ausbildung von längsgespaltenen Chromosomen, wie sie in jeder Teilung auftreten. Dieser Längsspalt, also die Selbstständigkeit der Spalthälften, bleibt dann weiterhin bis zu den Reifeteilungen bestehen und ihm entsprechend wird dann in der Äquations-

teilung, die wir ja als eine gewöhnliche Zellteilung bezeichneten und bisher nicht weiter berücksichtigten, die Verteilung der Spalthälften besorgt. Die Verteilung der ganzen, homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen in der Reduktionsteilung findet aber außerdem statt. Sie hatten sich nur in der Synapsis nicht paarweise parallel zusammengelegt, sondern waren mit ihren Enden zusammengetreten, wie es nebenstehendes Schema, Fig. 143, zeigt, das sich direkt mit Fig. 134 vergleichen läßt. Es ist nun in der Tat merkwürdig, daß überall wo eine Reduktionsteilung stattfindet, auch eine Äquationsteilung sich vollzieht, und daß die Vorbereitungen zu ihr in der Synapsis

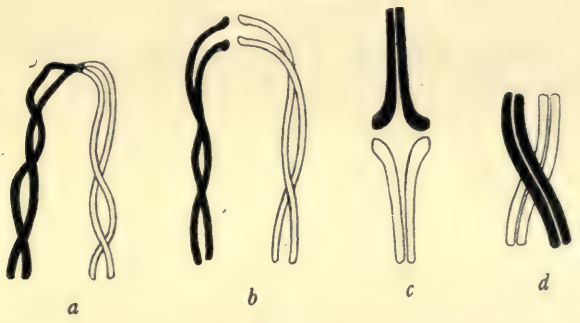


Fig. 143.

Schematische Vorstellung der paarweisen Vereinigung homologer Chromosomen (schwarz und weiß) mit den Enden unter gleichzeitigem Auftreten des Längsspaltes für die Äquationsteilung. *a* Der Zustand nach der Synapsis, *d* die für die Reifeteilungen fertige Tetrade nach Grégoire.

mit der gleichen Sorgfalt vollzogen werden, wie die für die Reduktionsteilungen. Die Reduktionsteilung wird aber durch die Notwendigkeit, die Chromosomenzahl auf die Hälfte zu reduzieren, erklärt, für die Äquationsteilung fehlt aber jede Erklärung aus cellulären Ursachen. Sie läßt sich aber sofort geben, wenn wir auch sie mit der Verteilung der Erbsubstanzen in Verbindung bringen.

Bei der Ausbildung der längsgespaltenen Fäden in der Synapsis legen sich zahlreiche feinste Partikelchen hintereinander und sie entsprechen sich in den beiden Spalthälften in weitgehendem Maß, wie deutlich Fig. 133*f* zeigt, eine Erscheinung, auf deren Bedeutung für die uns hier beschäftigenden Fragen am meisten durch Groß

hingewiesen wurde. Nehmen wir nun einmal an, diese vielen Partikelchen wären die materiellen Grundlagen der Erbfaktoren, so bedeutet die Ausbildung der Spalthälften, daß jedes Partikelchen sich verdoppelt hat und sich für jedes Chromosom zwei identische Ketten von Erbfaktoren zusammenfinden. Nehmen wir nun wieder das obige Beispiel der Fellfarbe und nehmen an, in einem Chromosom seien u. a. alle Faktoren für Fellfarbe vereinigt und stellen uns nunmehr auf den Standpunkt der Presence-Absence-Theorie, der erfordert, daß ein Allelomorphenpaar aus einem vorhandenen Faktor und seinem Fehlen bestehe. Das Fellchromosom enthielte also bei beiden Tieren etwa die Faktoren *ABC*; das schwarze verfügt dann außerdem noch über den Schwarzfaktor *N*. Das väterliche und das mütterliche Chromosom, die in der Synapsis des Bastards mit ihren Enden zusammentreten, heißen also

$$\begin{matrix} N \\ A \\ B \\ C \end{matrix} \times \begin{matrix} \\ A \\ B \\ C \end{matrix}$$

Nun besteht die Chromosomenbildung aber doch darin, daß sich die vorher im Kern zerstreuten einzelnen Partikelchen aus unerklärlichen Ursachen zu ihrem typischen Chromosom zusammenfinden, und zwar wie die Zahlen- und Formkonstanz lehrt, immer wieder die gleichen resp. analogen und gleichzeitig die ganze Serie zu dem synaptischen Spiremfaden, der in die Chromosomen später zerfällt. Hat die erwähnte Längsspaltung, also Verdoppelung der Körnchen-Erbfaktoren, stattgefunden, so sind jetzt viermal *ABC* vorhanden und zweimal *N*, die zu vier Halbchromosomen zusammentreten. Da selbstverständlich anzunehmen ist, daß die sämtlichen *ABC* identisch sind, so finden sie sich eben unter allen Umständen richtig vereinigt. Die beiden *N* können aber nur zu zwei *ABC*-Ketten, von den 4 vorhandenen, hinzutreten, die, wenn sie alle untereinander identisch sind, sie alle 4 in gleicher Weise anzuziehen vermögen. Es können daher die längsgespaltenen, und mit den Enden vereinigten Chromosomenpaare, die aus der Synapsis hervorgehen, die Tetraden, wie sie Fig. 142*c* zeigt, — jetzt wird dieser Ausdruck verständlich — zweierlei Zusammensetzung haben, nämlich

N	N		N		
A	A		A	A	
B	B		B	B	
C	C	oder	C	C	
A	A			N	
B	B		A	A	
C	C		B	B	
			C	C	

Da aber die Reduktionsteilung die ganzen Chromosomen, also in der horizontalen Linie, trennt, die Äquationsteilung die Spalthälften, also in der vertikalen Linie, so muß unter allen Umständen eine von beiden Teilungen, im ersteren Fall die Reduktionsteilung, im zweiten die Äquationsteilung, das Merkmalspaar verteilen. Die Äquationsteilung ist also für die Spaltung ebenso nötig, als die Reduktionsteilung, die nur außerdem noch die Herabsetzung der Chromosomenzahl bewirkt. Es ist klar, daß bei dieser Interpretation der Tatsachen die Schwierigkeit der Zahl der selbständig mendelnden Einheiten beseitigt ist. Denn ebenso wie der Faktor N kann sich jeder andere verhalten, und wie leicht zu kombinieren ist, ergibt das gleichzeitige Vorhandensein mehrerer Merkmalspaare ebensoviel Gametenkombinationen als die Mendelschen Gesetze verlangen, da die Merkmale, auch wenn sie in großer Zahl sich in einem Chromosom finden, stets durch die gemeinsame spaltende Wirkung der beiden Reifeteilungen getrennt werden. Da die Faktorenzahl, die man sich in dieser Weise in der Gesamtheit der Chromosomen vorhanden denken kann, eine ganz außerordentlich große ist, so lassen sich in der Tat die Spaltungsgesetze in Anlehnung an die cytologischen Tatsachen auf die Chromosomenverhältnisse zurückführen.

Wir haben in diesen Vorlesungen uns dauernd bemüht, die Grenze zwischen Tatsachen und Hypothesen scharf einzuhalten und so wollen wir uns mit dieser kurzen Darstellung der cellulären Seite der Bastardierungslehre genügen lassen. Wir wollen aber auch nicht das weitere mit Bastardierungsfragen in Zusammenhang stehende cytologische Detail behandeln, da es uns hier ja nur darauf ankam, die cytologische Parallele zu den Vererbungsregeln zu ziehen, nicht cytologische Spezialkenntnisse zu vermitteln. Wir wollen vielmehr zum Schluß nur noch erfahren, in welcher Weise neuerdings Aussicht erwachsen ist, auch

aus dem biologischen Experiment Schlüsse auf die Lokalisation der Erbträger in der Zelle ziehen zu können. Unter den buntblättrigen Pflanzen fand man eine außerordentliche Verschiedenheit der Erblichkeitsverhältnisse dieser Eigenschaft. Uns interessiert hier nur der Fall der Mirabilis jalapa albomaculata, den Correns studierte. Die Feststellung, derentwegen wir jene Experimente hier anführen, ist die, daß die Buntblättrigkeit bei Bastardierung nur von der Mutterpflanze vererbt wird. Der Pollen einer weißen oder bunten Pflanze verhält sich also stets, als ob er von einer normalen grünen stamme. Da aber sich in allen anderen Merkmalen Ei und Pollen in der Vererbungspotenz gleich verhalten, sie weiterhin sich cellulär nur dadurch unterscheiden, daß bei der Befruchtung vom Pollen nur der Kern und kein Plasma eingeführt wird, so folgert Correns, wie auch Baur, der entsprechende Befunde erhob, daß in diesem Fall alle mendelnden Charaktere auch im Kern lokalisiert sein müssen, der nicht mendelnde Buntblättrigkeitscharakter aber im Plasma. Diese Art der Schlußfolgerung kann zweifellos sich noch weiterhin fruchtbar erweisen und neue Wege für gemeinsames Vorgehen der beiden Forschungsrichtungen eröffnen.

Neunzehnte Vorlesung.

Das Problem der Geschlechtsbestimmung und der Versuch seiner mendelistischen Lösung. Das Tatsachenmaterial des Verhaltens der sekundären Geschlechtscharaktere, der Bastardexperimente, die direkt das Geschlecht betreffen, der geschlechtsbegrenzten Vererbung, der cellulären Grundlagen der Geschlechtsbestimmung, des Hermaphroditismus.

Zum Schluß unserer Betrachtung der Grundzüge der Vererbungswissenschaft müssen wir uns nun noch einem Teilproblem zuwenden, das zum interessantesten der ganzen Genetik gehört, an ihre sämtlichen Einzelzweige hier oder dort angrenzt und uns daher auch bereits mehrmals im Vorübergehen begegnet ist, dem Problem der Geschlechtsbestimmung. Leider müssen wir aber gleich an den Anfang das

Zugeständnis setzen, daß trotz der zahlreichen Untersuchungen und der Fülle des interessantesten Tatsachenmaterials dies Problem noch weit von einer einheitlichen Lösung entfernt ist, ja noch kaum die Richtlinien zu sehen sind, in der sie liegt. Vielleicht ist das allerdings nicht eine Unvollkommenheit unserer Kenntnis, sondern ein Ausdruck der komplexen Beschaffenheit des Problems, das unter verschiedenen Gesichtspunkten betrachtet werden muß. Wenn wir uns nun mit dem wichtigsten Tatsachenmaterial und den Versuchen, es zu ordnen, bekannt machen wollen, so müssen wir das Problem von vornherein in einige Teilprobleme gliedern, die zwar, wie stets in der Natur, miteinander aufs engste zusammenhängen, andererseits aber auch einen genügenden Grad von Selbständigkeit besitzen, um eine isolierte Behandlung zu erfordern. Der wichtigste Teil des Gesamtproblems betrifft natürlich das Verhältnis der beiden Geschlechter, die Frage, was verursacht, daß bei den meisten Organismen männliche und weibliche Individuen etwa in gleicher Zahl hervorgebracht werden? Eine weitere Frage bezieht sich auf solche Lebewesen, in deren Lebensgeschichte ein Wechsel verschiedener Fortpflanzungsarten auftritt, nämlich entweder ein Wechsel zwischen eingeschlechtigen parthenogenetischen und zweigeschlechtigen, der Befruchtung bedürftigen Generationen, oder ein Wechsel zwischen ungeschlechtlicher vegetativer und geschlechtlicher Fortpflanzung. Wir wollen nun mit dem ersten und wichtigsten Problem, dem der Bestimmung des männlichen oder weiblichen Geschlechts beginnen.

Nach allem, was wir in den letzten Vorlesungen hörten, wird es uns selbstverständlich erscheinen, daß die mendelistische Forschung auch dieses Problem in Angriff nahm und daß im Augenblick die mendelistischen Erklärungsversuche so im Vordergrund stehen, daß alle anderen Interpretationen den Stempel des Unmodernen tragen. Da sich die Resultate dieser Forschungsrichtung nun auch am Besten an die letzten Abschnitte anschließen, so wollen wir sie hier auch zuerst besprechen. Schon Mendel selbst hatte vermutet, daß Männlichkeit und Weiblichkeit als selbständig spaltende Erbfaktoren zu betrachten seien. Nach der Wiederentdeckung seiner Gesetze war wohl Castle der erste, der eine mendelistische Erklärung des Geschlechts versuchte. Er nahm an,

daß beide Geschlechter heterozygot seien in Bezug auf Geschlechtlichkeit, also wenn *F* (femina) weiblich ist, *M* (mas) männlich, das weibliche Geschlecht laute *F*(*M*), das männliche (*F*)*M*, wobei also in jedem Geschlecht sein Charakter dominiert. Es bildet nun jedes Geschlecht Gameten *F* und *M*. Es muß also, um beide Geschlechter in gleichen Zahlen zu erhalten, angenommen werden, daß eine selektive Befruchtung eintritt, daß die Gameten, die Weiblichkeit tragen, nur von solchen befruchtet werden können, welche Männlichkeit enthalten und umgekehrt. Über die Dominanz muß aber dann der Zufall entscheiden, der wohl in gleicher Zahl von Fällen *F* und *M* dominieren läßt. Die Komplikation dieser Annahme liegt auf der Hand, der vor allem in der selektiven Befruchtung eine Schwierigkeit entgegensteht, die keinerlei Tatsachen zu ihrer Überwindung anführen könnte. Und so ist diese Hypothese wohl heute allgemein aufgegeben und an ihre Stelle eine ziemlich einfache Supposition getreten. Die wesentliche Erscheinung der Geschlechtsbildung ist ja die, daß im großen Ganzen beide Geschlechter in gleicher Zahl aufzutreten pflegen. Nun kennen wir ja einen Mendelschen Fall, in dem typisch das Verhältnis 1 : 1 auftritt, das ist die Rückkreuzung eines Heterozygoten mit einem seiner Eltern. Nehmen wir also an, daß das eine Geschlecht, etwa das weibliche, heterozygot sei in Bezug auf die Geschlechtlichkeit, das männliche homozygot, so ergibt sich bei jedem Fortpflanzungsakt ohne weiteres stets das Verhältnis 1 : 1. Das Weibchen hieße dann *F*(*M*), das Männchen *MM*, ersteres bildet Gameten *F* und *M*, letzteres nur *M*, was bei der Befruchtung 1 *F*(*M*) : 1 *MM* ergibt. Weiblichkeit muß dann über Männlichkeit natürlich dominieren. Es käme aber auch das gleiche Resultat zu stande, wenn umgekehrt das männliche Geschlecht heterozygot, das weibliche homozygot wäre, wie es zuerst von G. Smith postuliert wurde, während die erstere Annahme Bateson und Punnett zum Urheber hat.

Die Annahme nun, daß auch das Geschlecht durch ein mendelndes Merkmalspaar bestimmt werde, stützt sich hauptsächlich auf 4 Gruppen von Tatsachen und ihre gemeinsame Betrachtung. Die erste Gruppe ist das biologische Verhalten der sekundären Geschlechtscharaktere und ihre experimentelle Beeinflussung, von denen wir bereits bei Betrach-

tung der mendelistischen Latenzfälle kurz sprachen. Als zweite und wichtigste können wir die Versuche bezeichnen, direkt im Bastardierungsexperiment das Geschlecht als Erbeigenschaft zu betrachten, Versuche, die allerdings bisher nur im Pflanzenreich ausgeführt werden konnten. Eine dritte Gruppe stellt die Erfahrungen über geschlechtsbegrenzte Vererbung dar, deren Wesen sowie ihre mendelistische Deutung wir bereits kurz erwähnten, und endlich kommt die Gruppe der cellulären Tatsachen hinzu, die in Verbindung mit der biologischen Betrachtung der Lebensgeschichte der betreffenden Objekte bei jeder Betrachtungsweise des Geschlechtsproblems herangezogen werden muß.

Was nun die sekundären Geschlechtscharaktere in ihrer Beziehung zu unserem Problem betrifft, so ist gerade in diesem Punkt besondere Vorsicht und Zurückhaltung am Platz. Die Art, wie die betreffenden Tatsachen für die Lösung des Geschlechtsproblems verwandt werden, erhellt am besten aus einem Beispiel. Die Krabben werden bekanntlich häufig von einem parasitischen Cirriped, der Sacculina, befallen. Giard stellte nun fest, daß durch die schädliche Einwirkung des Parasiten eine Kastration des Wirtes hervorgerufen werden kann. Die Wirkung solcher parasitärer Kastration äußert sich nun, wie Smith an reichem Material genau untersuchte, darin, daß bei weiblichen Individuen die sekundären Geschlechtscharaktere beeinträchtigt werden, bei männlichen aber ihre sekundären Charaktere verschwinden und dafür die weiblichen sich so ausbilden, daß es manchmal schwer ist, ein solches Männchen von einem echten Weibchen zu unterscheiden. Fig. 144*a* zeigt das Männchen von Inachus mit dem charakteristischen schmalen Abdomen und der großen Schere, *c* das Weibchen mit den entgegengesetzen Charakteren und *b* das vollständig dem Weibchen gleichende kastrierte Männchen. Aus dieser Tatsache wird nun der Schluß gezogen, daß das Weibchen homozygot ist, da es auch ohne Anwesenheit der Gonaden nicht im stande ist, andere als weibliche Charaktere zu zeigen; das Männchen dagegen ist heterozygot mit dominanter Männlichkeit. Wird aber die die Dominanz bedingende Geschlechtsdrüse zerstört, so tritt die vorher unterdrückte weibliche Anlage hervor, was soweit geht, daß sich sogar in dem degenerierten Hoden Eier entwickeln.

Ist dieser Schluß richtig, so müßte er sich natürlich ebenso gut auf alle anderen Fälle anwenden lassen, höchstens wäre es möglich, daß es auch Formen gibt, die umgekehrt weiblich heterozygot sind und männlich homozygot. Bedeutet nun wirklich das Auftreten von entgegengesetzten sekundären Geschlechtscharakteren, daß die beiden entgegengesetzten Geschlechter in heterozygotem Zustand vorhanden sind, daß in unserem Beispiel das Männchen immer ein Bastard aus Männlichkeit und Weiblichkeit ist? Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die sekundären Geschlechtscharaktere ebenso zu den erblichen Artcharakteren

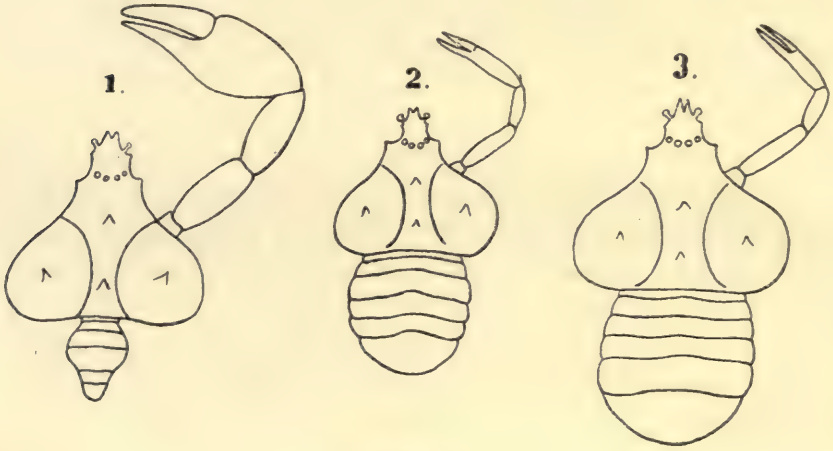


Fig. 144.
1 ♂ von Inachus, 3 ♂ desgl., 2 Parasitär kastriertes ♂. Nach Smith.

gehören, wie irgend ein anderer Charakter. Ihr erbliches Verhalten unterscheidet sich von anderen nur darin, daß der ererbte Charakter nur dann in die Erscheinung tritt, wenn ein bestimmtes Geschlecht vorliegt. Wir sagen in die Erscheinung tritt, denn es kann in keiner Weise bestritten werden, daß beide Geschlechter den betreffenden Artcharakter tragen. Denn es ist schon oft bewiesen worden, daß bei Bastardierung jedes Geschlecht die Fähigkeit, die spezifischen sekundären Geschlechtscharaktere auszubilden, überträgt. Die Fasanenhenne führt, wie schon Darwin hervorhob, in eine Kreuzung den Schwanzschmuck des Männchens ein, den sie nicht besitzt, der Hahn aus einem fruchtbaren Stamm vererbt

das gute Eierlegen, das er selbst nicht kann. Sind nun beide deshalb heterozygot? Angenommen das wäre der Fall; die Henne aber, die alt wird, wird hahnenfedrig, sie muß also auch heterozygot sein. Wir sehen, der Gedanke muß auf einer falschen Schlußfolgerung beruhen. Es besitzt nicht ein Geschlecht nur die Fähigkeit zu einer Art von sekundären Geschlechtscharakteren, und das andere die zu beiden in Bastardform, sondern die Tierart besitzt die Fähigkeit (oder nicht), zwei Arten von sekundären Geschlechtscharakteren auszubilden. Welche der möglichen Reaktionen eintritt, hängt eben von dem vorhandenen Geschlecht ab und ist mit diesem je nach der Tierart labil oder nach einmaliger Entscheidung unverschiebbar oder gradweise abstufbar.

Die Abhängigkeit oder Unabhängigkeit dieser Charaktere von den Geschlechtsdrüsen und ihre Umkehrbarkeit ist aber eine physiologische Frage, die mit der Vererbung des Geschlechts nichts zu tun hat. Sie ist von den speziellen physiologischen Bedingungen des Organismus abhängig und daher auch so außerordentlich different. Bei Inachus war eine Rückdifferenzierung der männlichen Charaktere und das Auftreten der weiblichen unter dem Einfluß der Kastration möglich, das umgekehrte nicht. Bei vielen Formen sind aber auch die reziproken Prozesse möglich, also Umdifferenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere in beiden Richtungen. Die alte Henne wird hahnenfedrig, der Kapaun in manchen Charakteren (nicht in allen) hühnerartig, die kastrierte Kuh nimmt männliche Charaktere an, der Ochs weibliche, die virago und der Eunuch zeigen das gleiche. Auf der gleichen Seite stehen die Fälle, in denen die Wirkung der inneren Sekretion gezeigt werden konnten: trotz Anwesenheit der weiblichen Geschlechtsdrüse bewirkt die Injektion von Hodenextrakt bei Fröschen und Hühnern das Auftreten männlicher Charaktere, Säugetiere, die die Geschlechtsdrüsen in voller Funktion haben, in denen aber zufällig das jene Sekretion bewirkende interstitielle Gewebe fehlt, haben nicht die zugehörigen Geschlechtscharaktere. Die Rückenhaut eines Tritonweibchens aber kann, wenn sie auf ein männliches Tier transplantiert wird, den typischen männlichen Sexualcharakter, den Kamm, zur Ausbildung bringen. Und dann kommen als eine ganz andere Stufe jene Organismen wie die Schmetterlinge, von denen wir früher bereits eingehend erfuhren, daß

weder Kastration noch Anwesenheit der transplantierten entgegengesetzten Drüse irgendwie auf die sekundären Geschlechtscharaktere einwirkt. All dieses läßt aber nur einen Schluß zu: die sekundären Geschlechtscharaktere müssen aus der Frage, ob das Geschlecht ein mendelnder Charakter ist, ausscheiden: sie sind Artcharaktere, die nur durch physiologische Beziehungen mit dem Geschlecht zusammenhängen.

Vielleicht könnte in diesem Punkt die entscheidende Klärung durch das Studium einer anormalen Erscheinung, also eines Naturexperiments, kommen, der Erscheinung des Gynandromorphismus. Man versteht darunter die Tatsache, daß, besonders im Kreis der Arthropoden, häufig Individuen gefunden werden, die auf der einen Körperhälfte in Bezug auf Fühlerform, Sexualbewaffnung und derartige Geschlechtszeichen, die männlichen, auf der anderen die weiblichen Charaktere zeigen. Von solchen führen dann alle Übergänge bis zu Gynandromorphen, wie sie vor allem bei Bienen bekannt wurden, in denen die Charaktere der beiden Geschlechter wie ein feines Mosaik durcheinander gemischt erscheinen. In manchen Fällen scheinen nun solche Formen dadurch ziemlich einfach verständlich zu sein, daß sie auch in ihrer inneren Organisation echte Zwitter darstellen, deren Zwittrigkeit der Einteilung der Körperhälften entspricht. Es läßt sich dann, wie es Morgan und Boveri in etwas differenter Weise durchzuführen suchten, eine Erklärung auf Grund abnormer Befruchtungsvorgänge durchführen, die die Entstehung einer Chimäre aus männlichen und weiblichen Teilen bedingen. Es stimmt dazu die Tatsache, daß gerade bei Bastardierungen, die ja wegen

Fig. 145.
Weiße und gestreifte Seidenraupe und gynandromorpher Zwitterbastard (rechts). Nach Toyama aus Godlewsky.

ihrer unnatürlichen Beschaffenheit sicher leicht Störungen im Befruchtungsprozeß bedingen, häufig solche gynandromorphe Zwitter auftreten, die dann auf der einen Körperhälfte neben den männlichen Geschlechtsmerkmalen die Charaktere des betreffenden Bastardelters aufweisen, auf der anderen Körperhälfte aber die des anderen. Als Beispiel diene nebenstehendes Bild Toyamas, Fig. 145, das eine weiße japanische und eine gestreifte französische Seidenraupe zeigt, daneben eine gynandromorphe Bastardraupe, aus der dann auch ein ebenso gynandromorpher Schmetterling mit echter Zwitterbildung hervorging. Nehmen wir an, daß das Geschlecht und mit ihm die sekundären Geschlechtscharaktere bei der Befruchtung festgelegt werden, so können wir uns solche Formen somit leicht als eine Art von Chimären, entstanden aus einer symmetrischen Männlichkeit und Weiblichkeit bedingenden Doppelbefruchtung, erklären. Der Befund spricht dann sogar direkt gegen die Heterozygotie eines Geschlechts, da trotz der halbseitigen Trennung der Geschlechter die Charaktere der Bastardeltern auf beiden Seiten rein erscheinen. Denn selbst bei Dominanz einer Form müßte man bei Insekten bisweilen den heterozygoten Zustand einer Hälfte von der reinen Elternform unterscheiden können. Nun gibt es aber auch halbseitige Gynandromorphe, deren innere Zwittrigkeit mit der äußeren Erscheinung nicht übereinstimmt. All das warnt aber davor, aus den sekundären Geschlechtscharakteren auf das Wesen des Geschlechts zu schließen.

Viel bedeutungsvoller erscheinen aber andere Charaktere, die ja auch als sekundäre Geschlechtscharaktere bezeichnet werden, nämlich Dimorphismus im Gesamtkleid der Art. Das Weibchen von Lymantria dispar hat weißliche Flügel mit dunkeln Binden, das Männchen braune (Fig. 146). Wir haben nun schon früher gehört, daß dieser Geschlechtsdimorphismus sich möglicherweise nach Mendelschen Gesetzen vererbt, wie aus den Untersuchungen an Papilio memnon mit seinen drei Arten von Weibchen hervorgeht. Nun gibt es bei solchen dimorphen Formen auch Gynandromorphe, die aber ganz anders erscheinen, als die oben besprochenen. Fig. 146 gibt zwei solche Individuen von Lymantria dispar neben den Normalformen beider Geschlechter wieder. Man erkennt, daß bei den Gynandromorphen die braunen Flügel männlicher Färbung durchsetzt

sind mit weißen, weiblich gefärbten Teilen. Solche Individuen müssen aber keine Zwitter sein. Die abgebildeten Exemplare haben in allen anderen Charakteren rein männliche Eigenschaften, und es konnte auch bereits einmal festgestellt werden, daß ähnliche Exemplare nur einen rein männlichen Geschlechtsapparat besaßen. (Auch der umgekehrte Fall von Weibchen mit gemischtem Kleid ist bekannt.) Das zeigt, daß hier etwas ganz anderes vorliegt, wie bei den obigen Zwittern. Wenn wir annehmen, daß das Männchen (und natürlich auch

Fig. 146.
Lymantria dispar. Oben das große Weibchen und kleine Männchen. Unten zwei Männchen, mit gynandromorphem Mosaikkleid.

das Weibchen) die Anlagen für den Dimorphismus, also für beide Kleider trägt, wie es von De Meijere für jene Papilioniden wahrscheinlich gemacht wurde, dann sind die beiden Geschlechter heterozygot in Bezug auf diese Eigenschaften und im allgemeinen pflegt nur die Ausbildung des Geschlechts über die Dominanz eines Kleides zu entscheiden. Wir sehen nun schon, daß bei gewöhnlicher Bastardierung aus zunächst unerklärlichen Gründen gelegentlich neben typischer Dominanz auch Mosaikformen auftreten (s. oben Fig. 87 von Lymantria monacha). Nichts

ist naheliegender, als daß wir auch in diesem Fall nichts als eine Durchbrechung der Dominanz zu gunsten einer Mosaikbildung aus unbekannten Ursachen vor uns haben. Ein solcher Gynandromorph ist also ein gewöhnliches Männchen, in dem aber das heterozygote Geschlechtskleid an Stelle der typischen Dominanz Mosaikcharakter zeigt. Der Dimorphismus des Kleides dürfte also ein mendelnder Faktor sein, das Geschlecht selbst braucht es deshalb noch lange nicht zu sein. Daß auch solche mosaikartige Gynandromorphe vielleicht gelegentlich ebenfalls mit Störungen im Geschlecht verbunden sind, beweist aber nur einen Zusammenhang des Geschlechts (vielleicht der Geschlechtsdrüsen, wahrscheinlicher nur der geschlechtlichen Stimmung des Organismus, die nach Meisenheimers Versuchen ja von den Drüsen unabhängig sein kann) mit der Dominanzerscheinung eines bestimmten Kleides. Bei Schmetterlingen muß natürlich jene Beziehung bereits mit der Befruchtung fixiert sein, da ja in den mehrfach erwähnten Versuchen die Anwesenheit der Gonade weder die gewöhnlichen sekundären Geschlechtscharaktere, noch das Geschlechtskleid beeinflussen konnte. Wir sehen somit, daß es mendelnde Geschlechtscharaktere, wie Dimorphismus des Kleides geben kann, ohne daß dadurch über das Wesen der Geschlechtsbestimmung etwas ausgesagt sein muß. Auch die Tatsachen des Gynandromorphismus führen dazu, in der Verwendung der sekundären Geschlechtscharaktere für eine Entscheidung der Frage, ob das Geschlecht eine mendelistisch bedingte Eigenschaft ist, vorsichtig zu sein. Und solche Vorsicht ist umsomehr am Platz, als trotz der zahlreichen Beobachtungen und Versuche die Beziehungen von Geschlecht und sekundären Geschlechtscharakteren noch keineswegs klar sind, auch der Begriff der sekundären Geschlechtscharaktere in keiner Weise einheitlich ist. Wir werden dieser Frage bald nochmals begegnen, wenn wir die eigentlichen primären Geschlechtscharaktere, nämlich die Sexualdrüsen selbst, für die Lösung unseres Problems heranziehen. Jetzt wollen wir uns der zweiten Tatsachengruppe zuwenden, die für die mendelistische Erklärung des Geschlechtsproblems von Bedeutung ist.

Die Versuche, die bisher nur an pflanzlichen Objekten vorgenommen werden konnten, sind die ersten, die überhaupt ausgeführt wurden, um

das Sexualitätsproblem durch das Bastardierungsexperiment zu lösen. Correns ging von der Tatsache aus, daß monöcische und diöcische Pflanzen, also solche, die männliche und weibliche Blüten an einer Pflanze oder nur an getrennten Pflanzen erzeugen, diese Fähigkeit auf ihre Nachkommen vererben. So ist die Dimorphoteca pluvialis eine extrem monöcische, eine trimonöcische Pflanze, indem ihre Blütenköpfchen gleichzeitig männliche, weibliche und Zwitterblüten enthalten. Wie man nun aber auch diese drei Blütenarten sich untereinander befruchten läßt, stets entsteht wieder eine trimonöcische Pflanze. Es müssen somit alle Geschlechtszellen einer monöcischen Pflanze diesen Charakter besitzen, und dadurch eröffnet sich vielleicht die Möglichkeit, durch Kreuzung mit einer diöcischen Pflanze, deren Geschlechtscharakter männlich oder weiblich ja bekannt ist, erstere analysieren zu können. Correns kreuzte deshalb die monöcische Zaunrübe Bryonia alba mit der getrennt-geschlechtigen B. dioica. Wurde nun dioica ♀ × alba ♂ gekreuzt, so war die gesamte Nachkommenschaft weiblich, nämlich 587 Individuen (zu denen allerdings als unerklärte Ausnahme 2 ♂ kamen). Die umgekehrte Kreuzung dioica ♂ × alba ♀ ergab aber zu genau gleichen Teilen männliche und weibliche Pflanzen, nämlich 38 : 38 Individuen. Die normale Befruchtung zwischen dioica ♀ und ♂ gibt natürlich wieder zu gleichen Teilen beides. Nun wissen wir schon, daß monöcische Individuen sämtlich den Charakter Monöcie, Zwittrigkeit, vererben. Das Resultat erfordert also, daß bei der diöcischen Pflanze männliche und weibliche Individuen verschiedene geschlechtliche Tendenz haben. Es wird erklärt, wenn wir annehmen, daß die ♂ in Bezug auf das Geschlecht heterozygot sind, mit männlicher Dominanz also *Mm*, die Weibchen dagegen homozygot *mm*. Erstere bilden also zweierlei Geschlechtszellen *M* und *m*, letztere nur eine Sorte *m*. Natürlich muß dann auch angenommen werden, daß aus der Monöcie durch den Faktor *M* resp. *m* sichtbare Männlichkeit oder Weiblichkeit wird. Es würde also etwa die Kreuzung dioica ♂ × alba ♀ folgendermaßen verlaufen, wenn wir die Monöcie (Hermaphroditismus) mit ☿ bezeichnen und uns der Geschlechtssymbole bedienen:

Dioica	♂ = ♂ ♀		alba ♀ = ☿ ☿
Gameten	♂ und ♀		☿
F_1	♂ ☿	und	♀ ☿

Die Männchen und Weibchen, die erscheinen, müssen also wenigstens unsichtbar den Charakter Monöcie enthalten. Die Analyse der folgenden Generationen könnte nur darüber Aufklärung bringen, sie erwies sich aber wegen der Unfruchtbarkeit der Pflanzen als nicht durchführbar. Die interessanten Versuche können daher zunächst noch nicht beweisen, daß wirklich das Geschlecht ein mendelnder Faktor ist. Sie haben aber neuerdings eine Parallele erhalten in den Versuchen, die Shull an einem Melandryum (Lychnis dioica) ausführte. Diese Pflanze ist normalerweise diöcisch. Ausnahmsweise traten nun aber auch monöcische Individuen auf, die durch Selbst- und Kreuzbefruchtung analysiert werden konnten. Ein solcher Hermaphrodit ergab bei Selbstbestäubung 33 ♀ und 25 ♂ in der Nachkommenschaft, ein anderer 110♀ : 95 ♂. Wurde der Hermaphrodit aber mit Pollen eines normalen ♂ bestäubt, so lieferte er alle drei Möglichkeiten, nämlich 21 ♀ : 2 ♂ : 11 ♂. Bei reziproker Kreuzung aber, also bei Befruchtung normaler ♀ mit dem Pollen der Hermaphroditen gingen teils nur ♀ und Hermaphroditen hervor, nämlich 162 ♀ : 144 ♂, in anderen Kreuzungen ♀ und ♂, nämlich 65 ♀ : 73 ♂. Shull findet die Erklärung, ebenso wie Correns in der Annahme, daß das männliche Geschlecht heterozygot, das ♀ homozygot ist. Diese monöcischen Pflanzen wären aber dann ganz etwas anderes wie die Correnssschen, die bei Selbstbefruchtung ja nur monöcische liefern, während hier monöcische und Weibchen entstehen. Shull betrachtet deshalb auch die monöcischen Pflanzen als ♂ Heterozygote, in denen der sonst unterdrückte weibliche Teil in Erscheinung tritt. Dieser Interpretation steht aber eine große Schwierigkeit gegenüber: Strasburger fand, daß weibliche Melandryen, die also doch homozygot sein sollten, unter dem Einfluß der Infektion mit einem Pilz unfruchtbare männliche Blütenorgane bilden und hält diese Angabe auch Shulls Einwänden gegenüber aufrecht. Wir sehen uns also wieder vor der gleichen Schwierigkeit stehen, zu der auch die mendelistische Betrachtung der sekundären Geschlechtsorgane geführt hatte: die Homozygotie eines und die Heterozygotie des anderen Geschlechts läßt sich zunächst noch nicht durchführen. So interessant auch die Ergebnisse dieser Versuche sind, so haben sie eine mendelistische Aufklärung des Sexualitätsproblems sicher noch nicht gebracht,

die sonst so klärenden Mendelschen Interpretationen führen hier nur zu noch weiteren Komplikationen.

Als dritte Gruppe von Erscheinungen, die auf das engste mit der Mendelschen Interpretation der Geschlechtsbestimmung verknüpft sind, bezeichneten wir die Tatsachen der geschlechtsbegrenzten Vererbung. Wenn auch hier nicht das Geschlecht als solches direkt zur Untersuchung steht, sondern nur seine Korrelation zu bestimmten Arten von Mendelspaltungen, so stellen doch die betreffenden Erscheinungen zweifellos den Kernpunkt der ganzen Frage dar. Ihre Klärung muß wohl sicher einmal die Entscheidung des gesamten Grundproblems bringen. Das Wesen der betreffenden Tatsachen ist kurz das, daß bei bestimmten Kreuzungen die Merkmalspaare des Bastards sich so aufspalten, daß das eine Geschlecht ausschließlich die einen, das andere die entgegengesetzten Allelomorphe erhält. Es können z. B. bei einer ganz bestimmten Kreuzung zwischen schwarzer und weißer Nonne sämtliche Weibchen in der Nachkommenschaft weiß, sämtliche Männchen schwarz sein. Es gibt jetzt bereits im Tierreich eine ganze Anzahl mehr oder minder genau bekannter Fälle dieser Art, so bei den Schmetterlingen Abraxas grossulariata und Lymantria monacha, bei der Taufliege Drosophila, beim zimtfarbigen Kanarienvogel, bei gewissen Hühnerrassen, bei Katzen und Schafen, beim Mensch. Als instruktivsten Fall wollen wir zunächst den von Doncaster und Raynor entdeckten des Stachelbeerspanners Abraxas grossulariata betrachten.

Von diesem Schmetterling gibt es eine selten auftretende helle Varietät lacticolor, die eine Art Albino darstellt und gewöhnlich nur im weiblichen Geschlecht gefunden wird (Fig. 147). Wurde also lacticolor ♀ mit grossulariata ♂ gekreuzt, so waren alle Nachkommen in F_1 grossulariata und zwar beide Geschlechter. Der Grossulariata-Faktor dominiert also über den Lacticolorfaktor. F_2 gab dann beide Formen im Verhältnis etwa 3 : 1, nämlich 18 grossulariata : 7 Lacticolor. Während erstere aber beide Geschlechter enthielten, waren letztere blos weiblich. Wurden aber die F_1 (heterozygoten) grossulariata-Männchen mit lacticolor-Weibchen rückgekreuzt, so gab es, wie zu erwarten, zur Hälfte grossulariata, zur Hälfte lacticolor, diese waren aber in gleicher

Zahl aus beiden Geschlechtern zusammengesetzt, nämlich 63 Gross. ♂, 62 Gross. ♀, 65 Lactic. ♂, 70 Lactic. ♀. In dieser Kreuzung entstanden also zum ersten Mal Lacticolor ♂. Wurden diese nun mit heterozygoten grossulariata ♀ von F_1 gepaart, so war die Nachkommenschaft natürlich zur Hälfte grossulariata, nämlich 145 Stück, und zur Hälfte lacticolor, nämlich 130 Stück. Erstere aber waren ausschließlich ♂, letztere ausschließlich ♀. Wurden aber dieselben Lacticolor ♂ mit wilden, aus der Natur stammenden, also bei der Seltenheit von lacticolor sicher reinen grossulariata ♀ gepaart, so war das Resultat das gleiche. Alle Grossulariata (nämlich 19) waren ♂, alle lacticolor (nämlich 52) waren ♀.

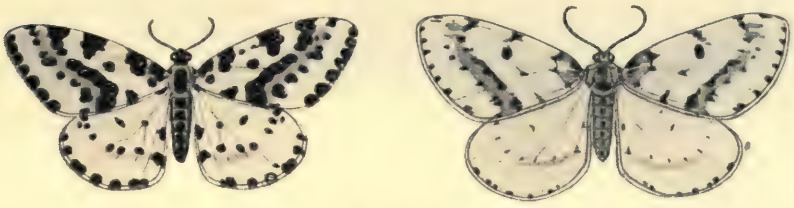


Fig. 147.
Abraxas grossulariata (links) und seine Aberration lacticolor. Nach Doncaster und Raynor.

Betrachtet man nun diese letztere Kreuzung zuerst, so ergibt sich daraus zunächst, daß die Grossulariata der Natur in Bezug auf den lacticolor-Charakter heterozygot sein müssen, wobei der Grossulariata-faktor *G* über den lacticolor-Faktor *g* dominiert. Wie erklärt sich nun das Verhalten des Geschlechts? Bateson und Punnett zeigten, daß es ohne weiteres klar ist, wenn man annimmt, daß die Männlichkeit und Weiblichkeit mendelnde Eigenschaften sind und daß die Weibchen darin stets heterozygot, die Männchen homozygot sind, wobei Weiblichkeit dominiert. Wenn *F* (femina) Weiblichkeit bedeutet, *f* keine Weiblichkeit, also Männlichkeit, besitzen alle Weibchen *Ff*, alle Männchen *ff*. Wenn nun weiterhin angenommen wird, daß die beiden Dominanten sich abstoßen (falscher Allelomorphismus), dann ist das Resultat aller obigen Kreuzungen erklärt. Der letzte Fall, die Kreuzung wilder grossulariata ♀ mit lacticolor ♂, ebenso wie der identische mit F_1

grossulariata ♀ erklärt sich z. B. folgendermaßen: Die grossulariata ♀ heißen *GgFf*, die lacticolor ♂ *ggff*. Erstere bilden nun bei Repulsion der Dominanten nur Gameten *Gf*, *gF*, letztere nur *gf*, die Nachkommen sind also zur Hälfte *Gfgf* oder *gFgf*, also grossulariata ♂, lacticolor ♀. Oder nehmen wir die Kreuzung zwischen F_1 grossulariata ♀ und ♂, so heißt ersteres *GgFf*, letzteres *Ggff*. Die Gameten sind also bei ersterem *Gf*, *gF*, bei letzterem *Gf*, *gf*. Die Befruchtung ergibt somit in gleicher Zahl die Kombinationen

GfGf = Grossulariata ♂,
Gfgf = Grossulariata ♂,
gFGf = Grossulariata ♀,
gFgf = Lacticolor ♀.

Würde aber ein Lacticolor ♀ *ggFf* mit einem heterozygoten grossulariata ♂ *Ggff* gepaart, so wären die Gameten *gF*, *gf* und *Gf*, *gf*. Es entständen also in gleicher Zahl:

gFGf = Grossulariata ♀,
gFgf = Lacticolor ♀,
gfGf = Grossulariata ♂,
gfgf = Lacticolor ♂.

Wir sehen also, wie die Annahme die wirklichen Resultate vortrefflich erklärt. Nun wollen wir noch einen zweiten Fall anschließen, der deshalb besonders interessant ist, weil er die gleiche Erscheinung, nur umgekehrt, illustriert, nämlich die geschlechtsbegrenzte Vererbung, die Morgan bei der Taufliege Drosophila fand. Hier trat in einer normalen rotäugigen Kultur ein weißäugiger männlicher Mutant auf. Mit seinen normalen Geschwistern gekreuzt ergab er rotäugiges F_1. F_2 spaltete dann in 2459 rotäugige Weibchen, 1011 rotäugige Männchen, 782 weißäugige Männchen. Es fehlten also weißäugige Weibchen. Wir sehen, genau das gleiche wie bei der Abraxaskreuzung, nur daß ♂ und ♀ vertauscht sind. Wurde das weißäugige ♂ mit einem rotäugigen heterozygoten F_1 ♀ gepaart, so enthielt die Nachkommenschaft wie bei Abraxas alle vier Möglichkeiten, nämlich 129 rotäugige Weibchen, 132 rotäugige Männchen, 88 weißäugige Weibchen, 86 weißäugige Männchen. Wurde endlich ein aus der Natur stammendes rotes Männchen mit

einem weißen Weibchen gepaart, so war die Nachkommenschaft halb weiße Männchen, halb rote Weibchen. Die roten Männchen der Natur erwiesen sich also als für weiß heterozygot, ebenso wie bei Abraxas die Weibchen. Also in der Tat genau der gleiche Fall, aber mit Umkehr der Geschlechter. Will man also den Fall mit den gleichen Voraussetzungen erklären, so muß man hier annehmen, daß das Weibchen sowohl in den Eigenschaften wie dem Geschlecht homozygot, das Männchen aber heterozygot ist. Es muß zwar dieses Resultat etwas in Erstaunen setzen, indem es doch verwunderlich erscheint, daß bei so nahe verwandten Formen die Geschlechtsbestimmung umgekehrt verlaufen soll. Immerhin haben wir schon mancherlei erfahren, was dafür spricht, daß beides in der Natur vorkommen kann, sodaß dieser Punkt der Interpretation keine unüberwindlichen Schwierigkeiten bereitet.

Fig. 148.
Gegitterte Plymouth Rock Henne und schwarzer Indian Game Hahn. Nach Pearl und Surface.

Wir sehen also jedenfalls die Tatsache, daß unter Umständen die Spaltung nach Kreuzung in Zusammenhang mit dem Geschlecht

erfolgt, und daß eine Erklärung dafür unter der Annahme der mendelistischen Bestimmung des Geschlechts zu finden ist.

Fig. 149.
F_1-Bastarde der Eltern von Fig. 148: schwarze Henne und gegitterter Hahn. Nach Pearl und Surface.

Bei der großen Wichtigkeit des Gegenstands sei aber noch ein drittes in gleichem Sinn zu interpretierendes Beispiel aus einer anderen Tiergruppe genannt, die geschlechtsbegrenzte Vererbung bei mehreren Hühnerrassen. Pearl nebst Surface, Goodale, Spillman, ebenso wie auch Bateson und Haagedoorn untersuchten derartige Fälle, von denen besonders die Vererbung des Gittermusters der Zeichnung hervorzuheben ist. Es handelt sich um die Kreuzung einer schwarzen Indian Game Rasse und eines gegitterten Plymouth Rock (Fig. 148). Wird das schwarze Weibchen mit dem gegitterten Männchen gepaart, so ist die Nachkommenschaft beider Geschlechter gegittert; in einem konkreten Fall waren es 70 gegitterte Männchen und 68

ebensolche Weibchen. Bei der umgekehrten Kreuzung gegittertes Weibchen × schwarzes Männchen sind die sämtlichen Männchen der Nachkommenschaft, in einem Versuch 95, gegittert, sämtliche Weibchen, nämlich 96, schwarz (Fig. 149). Es ist klar, daß die Erklärung genau die gleiche ist, wie bei Abraxas grossulariata: Die gegitterten Weibchen sind in dem Gitterungsfaktor wie im Geschlecht heterozygot, die Männchen homozygot, und zwischen beiden Dominanten besteht Repulsion. Genau das gleiche Resultat erhielt Haagedoorn wie Goodale bei Bankivahühnern gekreuzt mit braunroten Game Bantams, wobei sich erstere im weiblichen Geschlecht als heterozygot erwiesen.

Diesen einfachen und klaren Fällen stehen nun noch eine Anzahl gegenüber, die noch nicht völlig geklärt erscheinen und, um eine mendelistische Erklärung zu ermöglichen, wohl viel kompliziertere Hilfsannahmen erfordern; sie haben aber sicher mit den vorhergehenden das gemein, daß Spaltungen in geschlechtsbegrenzter Form vorkommen. Solche Fälle sind die Beziehungen zwischen Pigmentmangel im Auge der zimtfarbigen Kanarienvögel (Miss Durham, Noorduyn) oder der starken Pigmentierung der Peritonealmembranen der Seidenhühner (Bateson) oder der Hornlosigkeit der Schafe (Wood) zum Geschlecht. Wir wollen auf ihre nähere Besprechung hier verzichten, da sie in Bezug auf die Art der Schlußfolgerung nichts Neues bieten, nur bis jetzt noch weniger durchsichtig erscheinen. Es sei nur noch der oft besprochene Fall der geschlechtsbegrenzten Vererbung beim Menschen erwähnt, der allerdings auch noch nicht als wirklich geklärt betrachtet werden kann. Es steht wohl jetzt fest, daß, soweit sich aus ausschließlich statistischen Stammbaumstudien entnehmen läßt, eine ganze Anzahl Charaktere beim Menschen sich auch in mendelistischer Weise vererben, wie wir dies ja auch schon früher erwähnten. Vor allem trifft dies für die Augenfarbe zu und für eine große Anzahl von Abnormitäten, deren eine, die Brachydactylie, uns ja bereits als Beispiel diente. Und unter diesen finden sich auch solche Fälle von geschlechtsbegrenzter Vererbung. Der bekannteste betrifft die Farbenblindheit und Nachtblindheit. Für erstere ist bekannt, daß sie nur sehr selten im weiblichen Geschlecht auftritt, daß aber gesunde weibliche Individuen aus affizierten Familien sie auf ihre männliche Nachkommenschaft übertragen. Wenn auch die

Erklärung im einzelnen noch nicht klar ist, so scheint sie doch auf der gleichen Basis gegeben werden zu müssen, wie in den anderen erwähnten Fällen, von denen die Vererbung der Hornlosigkeit der Schafe damit die meiste Ähnlichkeit aufweist.

Es erhebt sich nunmehr die wichtige Frage, ob durch die angeführten Beobachtungen der Beweis dafür erbracht ist, daß das Geschlecht ein mendelnder Faktor ist. Das was allen diesen Experimenten gemeinsam ist, ist, daß bei Mendelschen Rückkreuzungen bestimmter Art eine feste Korrelation der spaltenden Eigenschaften zum Geschlecht sich zeigte. Wie weit sie nun dadurch bedingt sein muß, daß die Geschlechtlichkeit ein mendelnder Faktor ist, der in dem einen Geschlecht heterozygot, im anderen homozygot vorhanden ist, bleibt zu erörtern. Es ist nun diese Frage durch die neueren cytologischen Ergebnisse auf dem Gebiete der Geschlechtsbestimmung so eng mit cellulären Problemen verquickt worden, daß es kaum möglich ist, beide Dinge getrennt zu behandeln, und so wollen wir erst die interessanten Resultate der Zellforschung kennen lernen, um von ihnen aus auch jene Frage wieder zu beleuchten.

Die Verbindung zwischen Zellenlehre und Geschlechtsbestimmung wird durch die bedeutungsvollen Entdeckungen über das accessorische Chromosom oder *X*-Chromosom hergestellt. Die ersten entscheidenden Beobachtungen auf diesem Gebiet hatte Henking gemacht, ihre Bedeutung für unser Problem wurde aber erst von Mc Clung richtig erkannt. Aber auch seine Interpretation hat sich weiterhin als unrichtig erwiesen, und es ist das Verdienst von Miss Stevens und vor allen Dingen E. B. Wilson, die Tatsachen geklärt und in ihrer Bedeutung gewürdigt zu haben. Nach allem, was wir im Laufe dieser Vorlesungen über die Chromosomen und ihre Geschichte gehört haben, ist es selbstverständlich, daß sie stets nur in gerader Zahl gefunden werden, denn die Halbierung der Zahl in der Reduktionsteilung, die paarweise Vereinigung in der Synapsis erfordert ja eine gerade Zahl. Die Tatsachen, die wir jetzt kennen lernen wollen, fußen aber alle auf dem zunächst höchst erstaunlichen Befund, daß in den Zellen mancher Insekten eine ungerade Zahl sich findet. Nach mancherlei Irrwegen der Forschung kann es jetzt als feststehend gelten, daß da, wo dies der Fall ist, es stets das

männliche Geschlecht ist, dem die ungerade Zahl zukommt, und zwar besitzt es immer dann ein Chromosom weniger als das weibliche, z. B. letzteres 22, ersteres 21 Elemente. Da wir schon wissen, daß im allgemeinen die Chromosomen als Elemente väterlicher und mütterlicher Herkunft paarweise zusammengehören, so muß bei dem Männchen einem Chromosom, dem *X*-Chromosom, sein Partner fehlen, der aber beim Weibchen mit seiner geraden Zahl vorhanden ist, sodaß dieses außer allen anderen Chromosomen zwei *X*-Chromosomen besitzt. Fig. 150*a* stellt die Chromosomen aus einer Teilungsfigur der Wanze Anasa tristis im männlichen Geschlecht dar. In *b* sind sie einzeln herausgezeichnet, und da erkennt man deutlich 21 Chromosome, von denen 20 paarweise zusammengehören, während das 21. keinen Partner hat, das X-Chromosom darstellt. Fig. 150*c* zeigt nun die Chromosomen einer weiblichen Zelle, ebenfalls in *d* isoliert gezeichnet und man erkennt die 11 Paare, von denen die beiden links die *X*-Chromosome sind.

Erinnern wir uns nun daran, was in den Reifeteilungen vor sich geht. Die eine von ihnen war eine Reduktionsteilung, d. h. die vorher in homologen Paaren mit einander vereinigten Chromosomen wurden als ganze Chromosomen auf die beiden Teilungspole verteilt, sodaß nur die beiden Tochterzellen die Hälfte, die reduzierte Chromosomenzahl erhielten, in der aber jede Chromosomenform einmal vertreten war. Lassen wir nun bei einer solchen weiblichen Wanze die Reduktionsteilung vor sich gehen, so erhält jede Zelle, resp. im weiblichen Geschlecht die Eizelle und der Richtungskörper, den gleichen Chromosomenbestand: alle reifen Eier besitzen ihre 11 Chromosomen von der typischen Art der Fig. 150*d*. Wenn aber im männlichen Geschlecht in den Spermatozyten die Reifeteilungen stattfinden und sich die Chromosomen in der Synapsis paaren, besitzt das *X*-Element keinen Partner, es muß also ungepaart bleiben. In der Reduktionsteilung, die ganze Chromosomen auseinanderteilt, muß es daher als Ganzes zu einem Pol gezogen werden und das ist in der Tat der Fall. Fig. 150*f* zeigt uns diese Teilung und wie das *X*-Element (*h*) ungeteilt zu einem Pol wandert. Damit sind aber nach der Reduktionsteilung zwei verschiedene Arten von Samenzellen vorhanden: solche mit 10 Chromosomen (Fig. *g*) und solche mit 11, nämlich den gleichen 10 + dem *X*-Chromosom (Fig. *h*). Da nun

aus jeder dieser Zellen sich ein Spermatozoon bildet, so entstehen in gleicher Zahl zwei verschiedene Spermatozoenarten, solche mit und

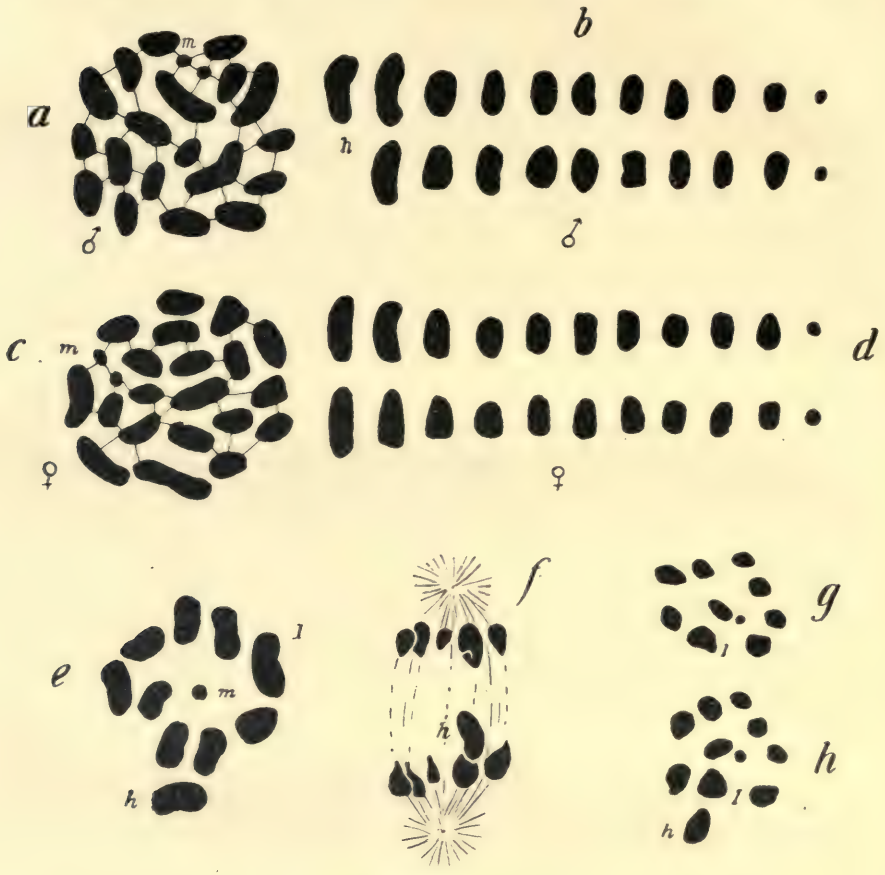


Fig. 150.

Chromosomenverhältnisse von Anasa tristis. *a* Die Chromosomengarnitur der Ursamenzellen. *b* Die gleichen Chromosomen paarweise geordnet. *c* Die Garnitur einer Ureizelle. *d* Die gleichen paarweise geordnet. *e* Metaphase der 1. Spermatozytenteilung. *f* Die 2. Reifeteilung. *g*, *h* Die beiden Tochtergruppen einer Teilungsfigur vom Pol gesehen. *h* besitzt allein das unpaare Chromosom *h*. Nach Wilson aus Häcker.

solche ohne *X*-Chromosom. Nun ist es klar, was sich bei der Befruchtung ereignen muß: Entweder befruchtet ein Spermatozoon mit 10 Chromosomen das Ei, das immer 11 enthält, dann entsteht ein Or-

ganismus mit 21 Chromosomen. Oder eine Spermie mit 11 Chromosomen kommt zur Befruchtung, dann entsteht ein Wesen mit 22 Chromosomen. Da es aber feststeht, daß die Männchen in ihren Zellen 21, die Weibchen 22 Chromosomen besitzen, so folgt daraus mit zwingender Notwendigkeit, daß die Spermatozoen mit *X*-Chromosom Weibchenbestimmend, die ohne *X*-Chromosom Männchenbestimmend sind.

An der Richtigkeit der Befunde, die bereits durch die ganze Lebensgeschichte solcher Formen hindurch verfolgt sind, kann nicht der ge-

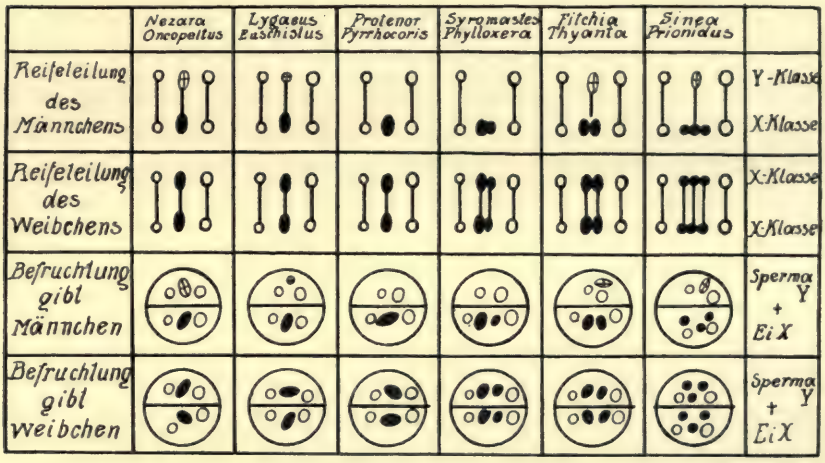


Fig. 151.
Schematische Darstellung der verschiedenen Typen geschlechtsbestimmender Chromosomen. Nach Wilson.

ringste Zweifel bestehen. Sie stehen jetzt für sehr viele Arthropoden, für Würmer und für Wirbeltiere fest. Allerdings ist im einzelnen der Prozeß gewissen Variationen unterworfen, die, ohne am Prinzip etwas zu ändern, doch für die theoretische Wertung der Befunde von großer Bedeutung sind. Nebenstehende Fig. 151 illustriert schematisch die wichtigsten Typen. Die geschlechtsbestimmenden Chromosomen sind dabei schwarz gezeichnet und außer ihnen stets 4, also 2 Paar gewöhnliche weiße Chromosomen angenommen. Die senkrechten Reihen stellen das Verhalten bei 6 verschiedenen Typen, meist Wanzen, deren Gattung am Kopf steht, dar. Die oberste Horizontalreihe enthält schematisch

das Auseinanderrücken der Chromosomen bei der männlichen Reduktionsteilung, die zweite Reihe stellt das gleiche für die weibliche Reifeteilung dar. Die dritte Reihe gibt die männchenbildende Befruchtung, die letzte die weibchenbildende wieder. Der dritte Typus (Protenor, Pyrrhocoris) bedarf weiter keiner Erläuterung, da er genau das zeigt, was uns schon unser obiges Beispiel lehrte. Der vierte Typus (Syromastes, Phylloxera) gibt prinzipiell das gleiche, nur daß statt einem zwei *X*-Chromosomen sich finden. Bei allen anderen aber sehen wir, daß das *X*-Chromosom, entgegen dem bisher angeführten, doch einen Partner hat, das durch ein Kreuz ausgezeichnete *Y*-Chromosom. Im zweiten Fall (Lygaeus, Euschistus) ist das *Y*-Chromosom ohne weiteres durch seine geringere Größe kenntlich, im 5. und 6. dadurch, daß ihm als X-Partner zwei resp. drei X-Chromosome gegenüberstehen. In diesen Fällen besitzen also die zwei Klassen von Spermien, die *X*- und *Y*-Klasse, nicht ausschließlich verschiedene Chromosomenzahlen, sondern auch Chromosomenarten: die weibchenbestimmenden Spermatozoen haben nur *X*-Elemente, die männchenbestimmenden entweder kein solches, oder dafür ein *Y*-Element.

Daß in allen diesen Fällen die zwei Spermatozoenarten geschlechtsbestimmend sind, kann nicht im geringsten zweifelhaft sein. Bei der durchgehenden Gleichheit im Wesen der Zweigeschlechtigkeit sollte man nun erwarten, daß dieselbe Gesetzmäßigkeit sich im ganzen Organismenreich findet. Das hat allerdings bisher noch nicht erwiesen werden können. Aber man darf auf die negativen Befunde kein allzugroßes Gewicht legen und zwar aus mehreren Gründen. Zunächst ist es nicht absolut selbstverständlich, daß die bestimmenden Elemente sich stets im männlichen Geschlecht finden, sie könnten ja eben so gut auch im weiblichen vorhanden sein. In der Tat ist ein solcher Fall bereits bekannt, das Seeigelei, wo nach Baltzer die Hälfte der Eier ein X-, die andere ein Y-Element besitzt. Sodann aber konnte Boveri und seine Schüler bei Ascaris feststellen, daß ein *X*-Chromosom zwar vorhanden sein kann, sich aber meist so innig mit einem gewöhnlichen Chromosom vereinigt, daß es nicht zu unterscheiden ist. Im Pflanzenreich, wo bisher noch kein einwandfreier Fall eines solchen Chromosoms bekannt ist, könnte daher ganz gut die betreffende Substanz mit einem gewöhn-

lichen Chromosom vereinigt sein, um so mehr, als viel dafür spricht (Strasburger), daß bei den Reduktionsteilungen des Pollens auch die geschlechtsbestimmenden Tendenzen getrennt werden.

Die Lehre von den geschlechtsbestimmenden Chromosomen hat aber bereits eine Probe bestanden, die ihren Wert in ganz besonders treffender Weise erwiesen hat, nämlich in den Untersuchungen über die Zellverhältnisse solcher Tiere, die einen Wechsel zwischen parthenogenetischen und getrenntgeschlechtlichen Generationen haben. Dort giebt es ja einige merkwürdige Geschlechtsverhältnisse, die besondere Zellverhältnisse zur Voraussetzung haben müssen, wenn sie auf gleichem Wege erklärt werden sollen. Aus parthenogenetisch erzeugten Eiern entstehen im Sommer nur Weibchen, im Herbst aber beide Geschlechter, zuvor manchmal auch Weibchen, die nur Männchen erzeugen und solche, die nur Weibchen erzeugen. Die befruchteten Eier aber ergeben stets nur Weibchen. Letztere Tatsache konnte nun für die Aphiden von v. Baehr, Morgan und Stevens in glänzende Übereinstimmung mit den cellulären Befunden gebracht werden. Wenn bei der Samenreife der Männchen, die eine ungerade Chromosomenzahl besitzen, die Reduktionsteilung erfolgt ist, also in einer prinzipiell der beschriebenen ähnlichen Weise die X- und Y-Zellen gebildet sind, entwickeln sich nur aus ersteren Spermatozoen, die *Y*-Zellen, die ein Chromosom weniger besitzen, degenerieren aber, sodaß die Befruchtung ausschließlich durch *X*-Spermatozoen geschehen kann, die ja weibchenbestimmend sind. Die so entstandenen Weibchen haben also die gesamte Chromosomenzahl, ebenso wie die parthenogenetisch aus ihnen erzeugten weiteren Weibchen. Werden aber dann Eier gebildet, aus denen sich parthenogenetisch Männchen entwickeln, so entfernen diese bei der Bildung der Richtungskörper ein Chromosom mehr aus dem Ei, als in ihm zurückbleibt, so daß die männliche ungerade Zahl in diesen Eiern durch einen solchen Mechanismus zu stande kommt. Die cytologischen Befunde erklären somit in diesen Fällen das biologische Verhalten.

Diesen an sich so klaren Tatsachen gegenüber erheben sich nun mehrere Fragen: Einmal, wie ist die Wirkung der Geschlechtschromosomen für die Geschlechtsbestimmung aufzufassen? Sodann, welche Beziehungen haben diese Tatsachen zur mendelistischen Interpretation

der Geschlechtsbestimmung? Beide Fragen setzen ihrer Lösung außerordentliche Schwierigkeiten entgegen, denn keine Lösung wird bisher sämtlichen biologischen Tatsachen, die sie erklären soll, gerecht. Will man sich eine Vorstellung über die Art der Wirkung der geschlechtsbestimmenden Chromosomen bilden, so kann sie im wesentlichen auf drei verschiedenen Grundlagen aufgebaut werden. Die Bestimmung kann einmal ein qualitativer Vorgang sein, indem die in Betracht kommenden Chromosomen Geschlechtsbestimmer, Determinanten für das Geschlecht, Geschlechtsgene darstellen. Die Interpretation müßte dann eine mendelistische sein. Wir wollen sie bald auch näher betrachten. Eine andere Möglichkeit wäre die, daß die Wirkung der Geschlechtschromosomen eine quantitative ist. Die weiblichen Individuen haben, wenn sich die geschlechtsbestimmenden Spermatozoen durch den Besitz oder das Fehlen des *X*-Chromosoms auszeichnen, ja mit dem Besitz von zwei *X*-Elementen mehr Chromatin in ihren Kernen als die männlichen, denen ein *X*-Chromosom fehlt. Häufig zeichnet sich ja außerdem das X-Chromosom durch bedeutendere, bisweilen gewaltige Größe vor den anderen aus. Daß Differenzen im Chromatinbestand der Kerne große Bedeutung für den Organismus haben, steht außerdem fest und ist die Grundlage der wichtigen Tatsachen der Kernplasmarelation; so hat denn auch R. Hertwig versucht, aus der Massenbeziehung zwischen Protoplasma und Kern das Prinzip der Geschlechtsbestimmung zu erklären. Es sind in der Tat mancherlei Tatsachen, die eine solche quantitative Auffassung stützen, vorhanden. Sie kann vor allem solche Fälle geltend machen, in denen aus parthenogenetischen Eiern männliche Individuen, aus befruchteten aber weibliche sich bilden. Da in solchen Fällen der einzige sichtbare Unterschied darin besteht, daß im Fall der Befruchtung die doppelte, die diploide Chromosomenzahl zur Verfügung steht, bei der Parthenogenese aber nur die einfache, die reduzierte haploide Zahl, so könnte man schon die verwandte Chromatinquantität für das Geschlecht verantwortlich machen. Der klassische Fall solcher Art ist ja die Biene, bei der seit Dzierzon es als feststehend gilt, daß aus parthenogenetischen Eiern Drohnen, aus befruchteten sich Weibchen bilden. Nach Maupas, dessen Untersuchungen von Whitney und Shull bestätigt wurden, ist das gleiche

bei dem Rädertier Hydatina der Fall, wo manche Weibchen parthenogenetische Eier legen, die sich zu Weibchen entwickeln, andere solche, die Männchen bilden. Letztere können aber durch Befruchtung ebenfalls zu Weibchen werden. Ein anderer Beweis für solche Anschauungen könnte sodann aus den Ergebnissen der künstlichen Parthenogenese gezogen werden. Seeigeleier, deren Entwicklung durch künstliche Parthenogenese angeregt wurde, entwickeln sich mit der haploiden Chromosomenzahl. Delage hat nun neuerdings einige solche Individuen zur Metamorphose gebracht, und die bis jetzt untersuchten erwiesen sich als Männchen.

Trotzdem aber kann die quantitative Auffassung der Geschlechtsbestimmung nicht durchgeführt werden. Was zunächst die Tatsachen der Chromatindifferenzen betrifft, so sind sie doch viel zu verschieden, um unter dem einheitlichen Prinzip der Quantität betrachtet zu werden. Bei der Biene soll die doppelte Chromosomenmasse nötig sein, um das Weibchen zu bestimmen; bei den oben besprochenen Wanzen genügt ein *X*-Element aber dazu, welches bald sehr groß, bald sehr klein ist. Dort haben wir aber im zweiten Typus der Fig. 151 einen Fall gesehen, in dem dem X-Element ein *Y*-Chromosom gegenüberstand, sodaß der quantitative Unterschied der beiden Spermatozoenarten nur in der Größendifferenz zwischen *X* und *Y* gegeben ist. In der gleichen Fig. 151 ist aber als oben nicht weiter berücksichtigter erster Typus auch ein Fall verzeichnet, in dem *X* und *Y*-Chromosom sich in ihrer Größe überhaupt nicht oder jedenfalls kaum unterscheiden, somit eine quantitative Differenz gar nicht besteht. Und dazu kommt endlich noch der Fall der Wanze Acholla, bei der mehrere *X*-Elemente einem *Y*-Chromosom gegenüberstehen, letzteres aber trotzdem quantitativ größer ist als die ersteren zusammen. Es ist klar, daß solche morphologischen Tatsachen der quantitativen Interpretation unüberwindliche Schwierigkeiten bereiten müssen. Aber auch die dafür angeführten biologischen Befunde sind nicht so völlig unantastbar. So ist zwar bis jetzt kein wirklicher Beweis gegen die Dzierzonsche Lehre von der Geschlechtsbestimmung bei der Biene erbracht, trotzdem spricht manches dafür, daß vielleicht doch auch aus befruchteten Eiern Drohnen entstehen können. Ist doch auch bei anderen Insekten in dieser Richtung eine gewisse Labilität

vorhanden, ohne daß man für jede Art doch einen eigenen Geschlechtsbestimmungsmechanismus aufstellen kann. So können bei den Ameisen gelegentlich aus sicher unbefruchteten Eiern Weibchen entstehen (Wheeler, Reichenbach); man könnte allerdings dann annehmen, daß sie bei den Reifeteilungen die Chromosomenzahl nicht reduziert haben. Es kommt aber bei Schmetterlingen gelegentlich fakultative Parthenogenese vor, die mit normal verlaufenden Reifeteilungen verbunden ist; trotzdem entstehen dabei Weibchen und Männchen im normalen Verhältnis.

Vor allem aber bereiten die Verhältnisse bei den Pflanzen der quantitativen Interpretation Schwierigkeiten. Bei den niederen Pflanzen findet ja ein deutlicher Wechsel zwischen ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Generationen statt. Hier ist nun der Prozeß der Chromosomenreduktion von der Geschlechtszellenbildung getrennt. Aus dem befruchteten Ei entsteht die ungeschlechtliche Generation, die die diploide Chromosomenzahl besitzt. Sie bildet auf ungeschlechtlichem Weg Sporen und bei deren Bildung findet die Reduktionsteilung statt; eine jede Sporenzelle besitzt also die haploide (reduzierte) Chromosomenzahl. Trotzdem entwickeln sich aus den einen die weiblichen, den anderen die männlichen Geschlechtsindividuen und zwar muß die Verteilung der Geschlechter mit der Reduktionsteilung bedingt sein, da bei separater Aussaat der 4 Zellen einer Spore die Hälfte stets männliche, die andere Hälfte weibliche Individuen gibt (Marchal, Strasburger). Diese Tatsache wird uns noch weiterhin beschäftigen.

Der rein quantitativen Vorstellung stehen also, wie wir sehen, kaum überwindliche Schwierigkeiten entgegen. Sie werden wohl zum Teil überwunden, wenn man annimmt, daß in den *X*-Chromosomen eine bestimmte wirksame Substanz enthalten sei, etwa ein Enzym, welches durch eine bestimmte Einwirkung auf den Stoffwechsel des sich entwickelnden Organismus dessen Geschlecht bedingt. Bei einer derartigen Annahme spielt die Quantität der betreffenden Substanz keine prinzipielle Rolle, sondern kann nach den individuellen Entwicklungsbedingungen variieren. Sie kann auch so gering sein, daß sie mit irgend einem Chromosom verbunden ist, somit nicht weiter hervortritt und morphologisch nicht nachweisbar ist, ja sie kann sogar dem

Organismus unter Umständen in ganz andrer Weise zugeführt werden, als in den Chromosomen der sich vereinigenden Geschlechtskerne. Doch auch dieser Annahme haftet vor allem der Fehler des allzu hypothetischen an.

Für uns ist natürlich in diesem Zusammenhange die wichtigste Interpretation die rein qualitative, die in den Geschlechtschromosomen direkt Geschlechtsbestimmer, Geschlechtsgene sieht. Es ist klar, daß sie eine mendelistische Erklärung der Geschlechtsbestimmung ergeben und somit auch eine Interpretation der Tatsachen der geschlechtsbegrenzten Vererbung gemeinsam mit der Erklärung der cellulären Verhältnisse erstreben muß. Die nähere Durchführung eines solchen Versuchs stößt aber auf mancherlei Schwierigkeiten. Die nächstliegende Idee ist, daß das unpaare *X*-Chromosom des Männchens ein Männchenbestimmer ist, da seine Anwesenheit allein ja das männliche Geschlecht auszeichnet. Eine Befruchtung mit einem Spermatozoon, das das *X*-Chromosom enthält, gibt aber, wie wir gehört haben, Weibchen. Der in allen Eizellen vorhandene Partner des *X*-Chromosoms muß also weibliche Eigenschaften enthalten, die über die männlichen dominieren. Dann hätten wir also das von der Mendelschen Interpretation postulierte Verhalten vor uns, daß das Männchen homozygot ist und das Weibchen heterozygot. Letzteres muß aber reine Gameten bilden, also Eier mit dem Männchenfaktor und solche mit dem Weibchenfaktor. Die Erklärung erfordert also, daß neben zwei Arten von Spermatozoen auch zwei Arten von Eiern existieren. Würde nun von diesen das Ei, das den Männchenfaktor trägt, von einem Spermatozoon mit dem *X*-Chromosom, also ebenfalls einem Männchenfaktor, befruchtet, so kämen zwei männliche Bestimmer zusammen, es müßte somit ein Männchen entstehen, aber eins mit 2 *X*-Chromosomen. Das gibt es aber, wie die Tatsachen lehren, nicht. Diese Schwierigkeit kann somit nur überwunden werden, wenn man eine selektive Befruchtung annimmt, d. h. es können die Eier mit dem Weibchenfaktor nur von den Spermatozoen mit dem X-Chromosom befruchtet werden, wobei Weibchen entstehen, oder aber es können die Eier mit dem Männchenfaktor nur von den Spermatozoen ohne *X* befruchtet werden, wobei Männchen entstehen. Da aber nichts für eine solche selektive Befruchtung spricht, so

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY MASS.

kann eine so weit hergeholte Hilfshypothese auch nicht angenommen werden.

Eine andere Möglichkeit wäre die, daß das Männchen heterozygot ist, da es ja tatsächlich auch zweierlei Spermatozoen bildet. Es müßte dann das *X*-Chromosom natürlich der Weibchenbestimmer sein. Das homozygote Weibchen bildet dann nur weiblich determinierte Eier, die, wenn mit einem *X*-Spermatozoon befruchtet, selbstverständlich Weibchen ergeben. Mit einem Spermatozoon ohne *X*-Chromosom aber müßten Männchen entstehen, d. h. man muß annehmen, daß das Fehlen eines *X*-Chromosoms wie eine dominante Eigenschaft wirkt und das weibchenbestimmende Chromosom nicht wirken läßt. Ist das schon an und für sich recht unwahrscheinlich, so wird es direkt unmöglich bei den Eiern, die unbefruchtet Männchen, befruchtet Weibchen ergeben, ebenso wie solchen, die bei fakultativer Parthenogenese beide Geschlechter liefern. Mit einfachen Mendelschen Vorstellungen kann man also die cellulären Tatsachen nicht mit den für eine mendelistische Erklärung der Geschlechtsbestimmung notwendigen Voraussetzungen in Einklang bringen.

Man hat nun von verschiedenen Seiten versucht, diese Schwierigkeit zu überwinden. Wir wollen uns damit begnügen, nur die neuesten Versuche kennen zu lernen. Doncaster, dem wir die schon geschilderten interessanten Befunde an Abraxas grossulariata verdanken, hat kürzlich folgenden Gedankengang entwickelt. Er geht von Befunden an einer Gallwespe Neuroterus aus, deren Entwicklungsgang etwas komplizierter ist als bei einer Biene oder Wespe. Befruchtete Eier überwintern und aus ihnen schlüpfen Wespen aus, die sich parthenogenetisch vermehren, und zwar legen manche Weibchen nur Eier, aus denen sich wieder Weibchen entwickeln, andere nur solche, aus denen Männchen entstehen. Das befruchtete Ei ist dann das gleiche, von dem wir ausgingen. Nun enthalten die Weibchen des Frühjahrs, die aus befruchteten Eiern hervorgehen, natürlich die diploide Chromosomenzahl 20 in ihren Zellen, die parthenogenetisch erzeugten Sommerweibchen ebenfalls, die Männchen dagegen nur die haploide Zahl 10. Es findet also bei der Reifung der parthenogenetischen Eier bei solchen, die Weibchen liefern, eine Reduktion nicht statt, wohl aber bei solchen, die

Männchen liefern. Man kann also annehmen, daß die Weibcheneier nur weibliche Determinanten besitzen, die Männcheneier aber beiderlei, von denen dann bei der Reifeteilung die weiblichen entfernt werden. Diese Verschiedenheit der beiden Eiarten muß nun natürlich in einer Verschiedenheit der beiderlei Mütter begründet sein. Diese entstehen aber aus befruchteten Eiern des gleichen Weibchens, also muß dieses mit zweierlei Spermatozoen befruchtet sein. Wenn diese auch nicht direkt klar nachgewiesen wurden, so kann ihre Existenz doch aus einem Punkt erschlossen werden. Es ist eine überaus merkwürdige Tatsache, daß bei der männlichen Biene, wo aus befruchteten Eiern nur Weibchen entstehen, ebenso wie bei den Aphiden, nur die eine von den Zellen, die bei einer Reifeteilung entstehen, erhalten bleibt, die andere zu Grunde geht. Bei anderen Hymenopteren und so auch bei Neuroterus werden aber zwei funktionsfähige Spermien gebildet. Man kann also annehmen, daß die einen, wenn sie zur Befruchtung kommen, thelytoke (also weibchenproduzierende) Weibchen bewirken, die anderen arrhenotoke, männcheneierlegende Weibchen.

Wenn man nun annimmt, daß die Männchen einen Männchenbestimmer enthalten, der also etwa dem *X*-Chromosom entspricht und mit ♂ bezeichnet sei, so erhält ihn die Hälfte der Spermatozoen, die also auch ♂ heißen, die andere Hälfte nicht, was mit ⊙ ausgedrückt sei. Die Sommerweibchen, die befruchtungsfähige Eier legen, sollen alle den Weiblichkeitsfaktor ♀ enthalten. Aus der Befruchtung entstehen dann parthenogenetische Weibchen, die teils ♀♂, teils ♀⊙ heißen. Die Eier ersterer erleiden dann eine Reifeteilung, wobei der Weibchenfaktor entfernt wird und es entstehen ♂, die letzteren machen keine Reifeteilung durch und produzieren so Weibchen. In deren befruchtungsbedürftigen Eiern bleiben aber dann bei der Reifeteilung des Sommers die Faktoren ♀ zurück, womit wir wieder am Ausgangspunkt angelangt sind.

Auf Grund dieser Überlegungen sucht nun Doncaster die Fälle von geschlechtsbegrenzter Vererbung zu erklären. Die Weibchen sind heterozygot, indem sie die männlichen und weiblichen Bestimmer enthalten, die Männchen sind homozygot, indem sie nur den Männchenbestimmer besitzen, aber zwei Arten von Spermatozoen bilden, von

denen nur die eine den Männchenbestimmer hat. Das Weibchen produziert also Gameten ♀ und ♂, das Männchen ♂ und ⊙. Bei Insekten mit X-Chromosom wäre deren ♂ das *X*-Chromosom im männlichen Geschlecht, der ihm aber völlig gleichende entsprechende Partner im Weibchen wäre natürlich ♀. Nun steht im Sinne der presence-absence-Theorie ja jedem Gen sein Fehlen als Mendelsches Allelomorph gegenüber, die beiden Merkmalspaare lauten also ♀ und ⊙ sowie ♂ und ⊙. Nun muß noch zwischen ♀ und ♂ falscher Allelomorphismus bestehen, sodaß sie, wenn sie zusammen vorhanden sind, nur in eine Gamete gelangen können. Und nun muß aber auch noch selektive Befruchtung hinzukommen, nämlich zwischen ♀ Eiern und ♂ Spermatozoen und ♂ Eiern und ⊙ Spermatozoen, um die Tatsachen zu erklären. Soll nun der Fall des Abraxas grossulariata erklärt werden, so muß außer dem falschen Allelomorphismus zwischen ♂ und ♀ aber auch noch ein solcher zwischen ♀ und dem grossulariata-Faktor sein, sonst müßte ja ebenso oft der Lacticolorfaktor mit ♂ wie mit ♀ zusammen verteilt werden.

Doncaster glaubt, daß mit diesem Schema auch alle anderen Fälle von Geschlechtsbestimmung erklärt werden. Nur noch einer sei genannt. Es kommt vor, daß nach Bastardierung die sämtlichen Nachkommen nur eines Geschlechts sind. Sind sie weiblich, so kommt dies daher, daß zufällig ein Weibchen vorlag, das aus der ausnahmsweisen Befruchtung eines ♀ Eies mit einem ⊙ Spermatozoon entstanden war. Die Eier dieser Weibchen sind alle nur ♀, geben also nur Weibchen. Es sind aber auch Fälle bekannt, in denen ausschließlich Männchen erzeugt werden. Das könnte so kommen, daß nur die ♀-Eier die Spermatozoen der anderen Art nicht anziehen.

Doch damit sei es genug; wir haben die geistreich ausgedachte Hypothese nur so weit ausgeführt, um zu zeigen, wohin es führt, wenn man die Natur in ein Schema zwingen will, in diesem Fall in das Mendelsche. Um die Geschlechtsbestimmung mendelistisch erklären zu wollen, müssen im Gegensatz zu den sonst so einfachen und durchsichtigen mendelistischen Annahmen eine Fülle von Unwahrscheinlichkeiten zusammengesetzt werden, zu denen dann für jeden Fall, den sie erklären sollen, noch eine besondere Hilfshypothese nötig ist. Nur auf

einige Punkte sei hingewiesen. Bei dem Fall des Neuroterus mußte angenommen werden, daß bei der Reifeteilung der männchengebenden Eier (♀ ♂) der Faktor ♀ entfernt wird; zwischen ♀ und ♂ besteht falscher Allelomorphismus, sie können also nicht in die gleichen Gameten gelangen. Da aber die Verteilung zweier Allelomorphe (natürlich auch falscher Allelomorphe, die sich ja wie Allelomorphe verhalten sollen) doch immer vom Zufall abhängt, was ja eine Grundlage des Mendelismus darstellt, hier aber stets der ♂ Faktor im Ei verbleiben muß, damit die Erklärung stimmt, so ist das entweder unmöglich oder aber es ist ein neuer Hilfsmechanismus nötig, der dies bewirkt. Eine weitere Annahme war die, daß die befruchtungsbedürftigen Eier, die die Zusammensetzung ♀ ⊙ hatten, bei der Reifeteilung ⊙ entfernen. Aus dem gleichen Grund wie im vorigen Fall ist nicht einzusehen, warum nicht in der Hälfte der Fälle das umgekehrte geschieht. Es ist also auch hierfür ein Hilfsmechanismus nötig. Sodann wurde bei der Übertragung des Gedankengangs auf die cellulären Verhältnisse der Insekten angenommen, daß die Weibchen die beiden Geschlechtschromosome ♀ und ♂ besitzen, die Männchen nur ♂, das wäre das X-Chromosom, und sein Fehlen ⊙. Wie steht es aber dann in den Fällen, in denen ein von *X* nur durch die Größe zu unterscheidender Y Partner da ist? entweder ist er auch ♂, dann kann das Resultat nur zu stande kommen, wenn selektive Befruchtung zwischen dem ♀ Ei und dem *X*-Chromosom, dem ♂ Ei und dem *Y*-Chromosom vorhanden ist, außerdem ist nicht einzusehen, warum der Männchenbestimmer zwei verschiedene Formen haben sollte, während der ♀ Bestimmer nicht vom ♂ Bestimmer zu unterscheiden ist. Oder das *Y*-Chromosom ist weiblich, dann brauchen wir in beiden Geschlechtern Dominanzwechsel. Aber auch bei der reinen Annahme Doncasters kommt er nicht ohne selektive Befruchtung aus. Und wenn dann nach all diesen Schwierigkeiten der Fall des Abraxas erklärt werden soll, erfordert er nochmals eine eigene Hilfshypothese. Nach Bateson besteht falscher Allelomorphismus, wie wir sahen, zwischen dem grossulariata und dem ♀ Charakter, sodaß beide stets in verschiedene Gameten kamen. (♀ und ♂ werden übrigens — entgegen Batesons eigener presence- und abence-Theorie — als Allelomorphe betrachtet.) Bei Doncaster

sind sie es nicht, sondern jedem steht sein Fehlen als Partner gegenüber, sie sind also zwei selbständige Dominanten, von denen wohl stillschweigend angenommen wird, daß ♀ über ♂ epistatisch ist, was natürlich eine weitere Hilfshypothese bedeutet. Zeigen nun ♀ und ♂ falschen Allelomorphismus und kommen in verschiedene Gameten, dann ist nicht einzusehen warum ♀ nicht ebenso oft zu lacticolor, wie zu grossulariata kommt, denn jetzt haben wir nicht mehr zwei Merkmalspaare, sondern 3, was bei einem falschen Allelomorphismus 4 Gametenkombinationen (anstatt 8 ohne ihn) ergibt. Um den Fall zu erklären, muß also außerdem noch ein weiterer falscher Allelomorphismus zwischen ♀ und grossulariata, resp. eine feste Korrelation zwischen ♂ und grossulariata-Faktor angenommen werden. Wir brauchen wohl die Analyse dieser Interpretation nicht weiter zu treiben. Auf diese Weise kann nicht der Beweis geführt werden, daß die Geschlechtsbestimmung ein mendelistisches Problem ist. Im Gegenteil sind wir berechtigt, aus der zu Tage tretenden Notwendigkeit, zu immer komplizierteren Annahmen zu greifen, den Schluß zu ziehen, daß an diesem Problem die mendelistische Erklärung, die in allen Fällen ihrer Anwendbarkeit so klar und einfach sich erweist, versagt.

Es liegen nun aber trotzdem die Tatsachen der geschlechtsbegrenzten Vererbung vor. Wir haben gesehen, daß sie leicht eine Interpretation in Mendelschem Sinn gestatten, wenn wir darauf verzichten wollen, die cellulären Tatsachen einerseits, die sämtlichen Fälle jener Erscheinung sowie die verschiedenartigen biologischen Tatsachen der Geschlechtigkeit andererseits, einer einheitlichen Erklärung unterzuordnen, während der Versuch einer einheitlichen mendelistischen Erklärung zu Unhaltbarkeiten führt. Es fragt sich nun, ob nicht eine Erklärung jenes Tatsachenkomplexes möglich ist, ohne das Geschlecht selbst als mendelndes Merkmalspaar zu betrachten. Es bleibt doch auffällig, daß die geschlechtsbegrenzte Vererbung nicht stets zu beobachten ist, wo eine Heterozygote mit der rezessiven Homozygote gekreuzt wird, sondern nur in besonderen Fällen, die alle unter sich das gemein haben, daß es sich sichtlich um Kreuzung einer Stammform mit ihren ganz frisch oder nicht lange entstandenen Mutanten handelt. Aus dieser Tatsache im Zusammenhang mit einer, wie Wilson sagt, naiven Betrachtungs-

weise der cytologischen Befunde, läßt sich nun eine sehr einfache Erklärung dieser Verhältnisse geben. Die cytologischen Ergebnisse besagten, daß entweder 2 Arten von Spermien (Insekten) oder 2 Arten von Eiern (Echinodermen) gebildet werden, die sich durch den Besitz resp. das Fehlen einer Substanz *X* auszeichnen, die mit der Geschlechtsbestimmung zusammenhängt und an ein Chromosom, das *X*-Chromosom gebunden ist. In den beiden Geschlechtern sind zusammen 3 *X*-Chromosomen vorhanden. Kommen davon 2 zusammen, so entstehen in ersterem Fall Weibchen, in letzterem Männchen, trifft nur eines auf das befruchtete Ei, so ist das umgekehrte der Fall. Es braucht also kein Männlichkeits- und kein Weiblichkeitsbestimmer vorhanden zu sein, sondern nur Substanzen, die in einer Portion anders wirken als in der doppelten Portion. Die Wirkung kann man sich ebenso gut so vorstellen, daß ein indifferenter Zustand das betreffende Geschlecht aufgeprägt erhält, oder aber, daß stets die Anlage zu beiden Geschlechtern vorhanden ist, und nun eine Portion der *X*-Substanz das eine, 2 Portionen das andere Geschlecht unterdrücken. Letztere, die einfachste Annahme, stimmt zudem mit den meisten Tatsachen überein: wenn gelegentlich oder in alten Individuen die Wirkung der *X*-Substanz aufhört, kehrt der hermaphrodite Zustand zurück, was so oft doch der Fall ist, sind zwei Portionen vorhanden, so kann jederzeit durch den Verlust von einer das andere Geschlecht hervorgerufen werden, was in direkter Anwendung auf die *X*-Chromosomen tatsächlich bei Bildung der parthenogenetisch entstehenden Phylloxeramännchen der Fall ist. (Wir werden bald zu besprechen haben, was den Verlust verursacht.) Aber auch der entgegengesetzte Fall, eine Verdoppelung der *X*-Substanz im individuellen Leben, ist nicht ohne weiteres auszuschließen, da es ja eine dem Gesamtstoffwechsel zugängliche Substanz, nicht eine ideale, atomartig unveränderliche Determinante ist.

Castle hat nun wohl zuerst es ausgesprochen, daß der Fall der geschlechtsbegrenzten Vererbung es erfordert, anzunehmen, daß der betreffende Charakter, der die Erscheinung zeigt, in dem Geschlechtschromosom seinen Sitz hat. Gulick hat die Idee dann kürzlich in sehr glücklicher Weise weitergeführt; sein Gedankengang läßt in der Tat mit einigen Erweiterungen das Problem der cellulären Begründung der

geschlechtsbegrenzten Vererbung ohne Mendelsche Suppositionen (die Gulick selbst noch festhält) als gelöst betrachten. Nehmen wir zunächst den Fall an, daß nicht das Männchen, sondern das Weibchen die ungerade Chromosomenzahl besitzt, also zweierlei Eier bildet, solche mit dem geschlechtsbestimmenden Chromosom, das in diesem Fall das *Y*-Chromosom heiße und solche ohne dies. Das Männchen besitzt dann, — umgekehrt wie bei den Wanzen — 2 *Y*-Chromosomen und bildet nur eine Art von Spermien, alle mit dem *Y*-Chromosom. Es entstehen dann aus der Befruchtung *Y*-haltiger Eier Männchen (zwei Portionen *Y*), aus der Befruchtung von Eiern ohne *Y* Weibchen (eine Portion *Y*). Denken wir uns nun irgend einen Charakter des Tiers außerdem noch an das *Y*-Chromosom gebunden, z. B. den grossulariata-Charakter der Abraxas, so bildet jedes Abraxasweibchen Geschlechtszellen, die teils diesen Charakter haben, teils nicht. Da aber alle männlichen Geschlechtszellen *Y* besitzen, somit auch den grossulariata-Charakter, so entstehen aus der normalen Befruchtung stets grossulariata ♂ und ♀. Wenn eine Eigenschaft bei der Geschlechtszellenbildung aber nur in eine Hälfte gelangt, so sagen wir, sie ist heterozygot, ein jedes Abraxas-Weibchen ist also heterozygot in Bezug auf den grossulariata-Faktor und sein Fehlen, ebenso aber in Bezug auf jeden anderen Charakter, der vielleicht sonst noch im *Y*-Chromosom lokalisiert ist und sein Fehlen. Denken wir uns nun die Flügelzeichnung aus einer Reihe mendelnder Gene zusammengesetzt, die alle im *Y*-Chromosom lokalisiert und ebenso hierarchisch einander übergeordnet sind, wie die Farbfaktoren bei den Mäuserassen. Fiel bei jenen der *G*-Faktor durch eine Mutation aus, so wurde die Maus schwarz. Würde hier in dem Y-Chromosom, das etwa die Flügelfarbfaktoren *A*, *B*, *C*, *L*, *G* in aufsteigender Reihe der Epistase enthielte, der grossulariata-Faktor *G* durch eine Mutation ausfallen, so wäre jetzt *L* der höchste Faktor und lacticolor erscheint. Aus dem *Y*-Chromosom ist in diesem Fall etwas anderes geworden; es ist in seiner Geschlechtssubstanz unverändert, aber aus seinem übrigen Inhalt ist etwas ausgefallen, das *G*, es heißt jetzt *Y-G* oder auch *ABCLg*. Ein Lacticolor ♀ bildet somit Geschlechtszellen mit (*Y*—*G*) und ohne dies, also *O*, ein Männchen aber nur solche mit (*Y*—*G*). Eine Kreuzung von grossulariata × lacticolor muß unter

dieser Voraussetzung aber genau das ergeben, was Doncaster wirklich erhielt. Wird z. B. lacticolor ♀ × grossulariata ♂ gekreuzt, so bildet ersteres Gameten, (*Y*—*G*) und zur Hälfte solche, die kein *Y* haben, also natürlich auch sonst nichts d. h. *O*. Das grossulariata ♂ aber bildet ausschließlich Gameten mit *Y*. Es sind somit folgende Kombinationen möglich: (*Y*—*G*) + *Y* und *O* + *Y*. Letzteres ist aber grossulariata ♀, ersteres muß grossulariata ♂ sein, da ja 2 *Y* ♂ bedeuten, und das Fehlen eines Charakters (—*G*) immer von seinem Vorhandensein dominiert wird. Kreuzt man diese beiden Individuen, so erhält man folgende 4 Kombinationen: (*Y*—*G*) + *O*, (*Y*—*G*) + *Y*, *Y* + *O*, *Y* + *Y*, d. h. aber, wie jetzt ohne weiteres abzulesen ist, Lacticolor ♀, grossulariata ♂ (indem wieder das Vorhandensein von *G* über sein Fehlen —*G* dominiert), grossulariata ♀, grossulariata ♂. Grossulariata ♀ × lacticolor ♂ muß aber dies Resultat geben: Ersteres bildet Gameten *Y* und *O*, letzteres (*Y*—*G*) und (*Y*—*G*), es kann also nur entstehen (*Y*—*G*) + *Y* und (*Y*—*G*) + *O*. Ersteres ist grossulariata ♂, letzteres lacticolor ♀, also der Fall der geschlechtsbegrenzten Vererbung. Die einfache Annahme erklärt somit alle Resultate auf das Schönste, ohne daß das Geschlecht selbst ein mendelnder Faktor zu sein braucht. Selbstverständlich trifft sie ebenso für alle Fälle geschlechtsbegrenzter Vererbung zu, natürlich mit der Differenz, daß da, wo wie bei Morgans Drosophilamutant das Verhalten ein umgekehrtes ist, auch angenommen werden muß, daß die Verhältnisse der Geschlechtschromosomen auch umgekehrt liegen, nämlich so wie bei den Wanzen. Die Annahme macht aber auch etwas ohne weiteres verständlich, nämlich wieso in Doncasters Versuch sich das normale Weibchen aus der Natur als heterozygot mit lacticolor zeigte, in einer Gegend in der nie lacticolor vorkommt, das Männchen aber homozygot, was an sich doch ganz rätselhaft sein muß. Das ist nun selbstverständlich. Das normale Weibchen hat die Beschaffenheit der Chromosomen *Y* + *O*, das F_1 Abraxasweibchen aber auch; sie sind völlig identisch. Aber beide sind sie durchaus nicht heterozygot mit lacticolor, sondern sie enthalten nur einen grossulariata-Faktor. Das ♂ von F_1 aber welches (*Y*—*G*) + *Y* heißt, ist wirklich heterozygot, ein gutes Beispiel dafür, zu welchen gefährlichen Schlüssen es führen kann, wenn man die

presence-absence-Theorie als etwas absolutes und nicht relatives nimmt.

Sollte sich nun diese Interpretation der Befunde, deren Einfachheit ohne weiteres einleuchtet, als richtig erweisen, und sie ist experimentell zu kontrollieren, so besagt das, daß die Folgerungen aus den Tatsachen der geschlechtsbegrenzten Vererbung gerade die entgegengesetzten sind, als man zunächst meinte. Die Erscheinung bietet dann nicht den Schlüssel zu einer mendelistischen Erklärung der Geschlechtsbestimmung, sondern sie erlaubt umgekehrt durch die zufällige Verkettung beider Erscheinungen, wie sie bei zwei unabhängigen, aber in gleicher Weise alternativen Mechanismen innerhalb der Zelle unter Umständen vorhanden sein muß, die celluläre Grundlage der mendelistischen Erscheinungen in unerwarteter Weise zu analysieren. In diesem Fall mußte geschlossen werden, daß die Faktoren der Flügelfärbung, und zwar, wenn es viele sind, wenigstens der *G*- und der L-Faktor im *Y*-Chromosom lokalisiert sein müssen. Könnte man nach einander alle weiteren Faktoren der Flügelzeichnung im Experiment zum Ausfallen bringen, so ließe sich durch das Vorhandensein oder Fehlen der geschlechtsbegrenzten Vererbung analysieren, ob sie auch im *Y*-Chromosom ihren Sitz haben oder nicht. Und das ist nicht die einzige Möglichkeit: bei Abraxas trat die Varietät lacticolor in der Natur nur in weiblichen Exemplaren auf, bei Drosophila waren die Mutanten nur Männchen, d. h. die degressiven, Ausfallsmutanten erschienen in dem Geschlecht, das nur ein *Y*- resp. *X*-Chromosom besaß. Es könnte daraus geschlossen werden, daß die Mutationen nur an einem Chromosom von einem Paar auftreten. Würde das eine dem anderen Geschlecht angehören, wo zwei *Y* vorhanden sind, so entstände die Heterozygote (*Y*—*n*) + *Y*. Ihr heterozygoter Charakter würde bei gewöhnlicher Fortpflanzung somit gar nicht zu Tage treten können, da stets *Y* über (*Y*—*n*) dominiert. Erst durch Bastardierung oder durch Parthenogenese könnte plötzlich die Mutation zu tage treten, es wäre also die so oft behauptete Mutation nach Bastardierung erklärt. Wäre die Mutation aber eine solche, die im Neuhinzukommen eines Merkmals besteht, progressiv ist, so wäre durch die Tatsache ihres Auftretens an nur einem Chromosomenpartner die so oft gezeigte Heterozygotie frischer Mutanten erklärt.

Alles in allem erkennt man, daß die Erscheinung der geschlechtsbegrenzten Vererbung, auch wenn sie nicht das Geschlechtsbestimmungsproblem löst, doch vielleicht in anderer Richtung noch eine viel größere Bedeutung erhalten kann.

Und nun noch ein letzter Punkt, an dem die celluläre Forschung wohl der mendelistischen Interpretation der Geschlechtsbestimmung den Boden entzieht. Wir haben früher schon von den Schwierigkeiten gesprochen, die ihr die Fälle komplizierter Geschlechtszyklen bereiten; ein solcher, der des Nematoden Angiostoma nigrovenosum, ist kürzlich von Schleip und Boveri einer cellulären Untersuchung unterworfen worden. Wenn auch ihre Resultate noch nicht völlig abgeschlossen sind, so ergeben sie schon mit ziemlicher Sicherheit folgendes: Der Wechsel geht hier bekanntlich vor sich zwischen getrenntgeschlechtlicher und hermaphroditer Generation. Letztere aber besteht aus Tieren typisch weiblichen Charakters, die aber trotzdem auch Samen bilden. Das männliche Geschlecht ist nun hier ebenfalls durch die geringere Chromosomenzahl ausgezeichnet, nämlich 11, gegen 12 im Weibchen. Der Hermaphrodit hat, wie das Weibchen, 12 Chromosomen, seine Samenmutterzellen ebenfalls, eines wird dann bei den männchenbestimmenden Spermatozoen auf ungewöhnliche Weise aus den Spermatiden entfernt. Nach der mendelistischen Interpretation müssen die Hermaphroditen selbstverständlich heterozygot sein. Von der getrenntgeschlechtlichen Generation muß aber entweder das Weibchen heterozygot sein oder das Männchen. Im ersteren Fall ist absolut undenkbar, wie aus seinen Eiern bei irgend einer Befruchtung nur wieder Hermaphroditen, also Heterozygote entstehen können. In letzterm Falle hätten wir eine männliche und im Hermaphroditen eine weibliche Heterozygote. Bei nahe verwandten Formen kommen aber gelegentlich auch im Hoden Eier vor, außerdem bilden die gleichen Urgeschlechtszellen wie bei den Zwitterschnecken männliche oder weibliche Elemente, kurzum, das Mendelsche Schema ist hier noch viel weniger durchführbar als in anderen Fällen.

Und damit kommen wir zum Schluß nochmals auf einen Punkt zurück, der für die Mendelsche Interpretation der Geschlechtsbestimmung von größter Bedeutung sein muß, auf die direkte Feststellung einer möglicherweise vorhandenen Heterozygotie aus dem Vorhandensein

von beiderlei Gameten in einem Individuum, den Hermaphroditismus verschiedenster Art und Bedeutung.

Da sei nun zunächst auf einen Fall von nicht geringer Bedeutung hingewiesen, der einer Interpretation durch Annahme geschlechtlicher Heterozygotie besonders günstig erscheint. Pflüger, R. Hertwig und seine Schüler Schmitt und Kuschakewitsch haben uns mit der absonderlichen Geschlechtsentwicklung der Frösche bekannt gemacht. Es zeigte sich dabei das für die Frage der Heterozygotie eines Geschlechts hochbedeutsame Resultat, daß in jungen Stadien, manchmal aber auch bei längst metamorphosierten Tieren es sich verfolgen läßt, wie weibliche Geschlechtsdrüsen in ihrer Entwicklung stillstehen, die Eier degenerieren und sich an ihrer Stelle Hodengewebe ausbildet. Fig. 152 zeigt einen Schnitt durch eine solche intermediäre Keimdrüse, in der außen noch eine Eischicht erhalten ist. Von dem mendelistischen Standpunkt aus, den wir hier besprechen, läßt sich die Tatsache gut verstehen. Alle Männchen sind Heterozygoten, haben also die Fähigkeit, Eier oder Spermatozoen auszubilden. Was von beiden geschieht, welches Geschlecht dominiert, muß in unbekannten physiologischen Ursachen begründet sein. Wird die Entscheidung schon sehr früh getroffen, dann entwickelt sich sogleich ein typischer Hoden, wird sie erst später getroffen, dann entwickelt sich zuerst eine intermediäre (sichtbar heterozygote) Drüse, deren Entwicklung sich in der Tat nach Kuschakewitsch von der eines typischen Ovars unterscheidet, und die Umstimmung zum Hoden, der Übergang vom labilen Gleichgewicht zur männlichen Dominanz ist zu beobachten. Es könnte natürlich ganz gut auch vorkommen, daß nur in einer Geschlechtsdrüse diese Dominanz zu stande kommt, dann entstände ein Hermaphroditismus lateralis. Wir sehen also, daß, wenn man auch die sekundären Sexualcharaktere besser für die Beurteilung unseres Problems aus dem Spiel läßt, aus gewissen die primären Geschlechtscharaktere betreffenden Befunden sich in der Tat auf die Heterozygotie eines Geschlechts schließen läßt. Es sei dazu auch bemerkt, daß die Annahme, daß in einem Geschlechtsheterozygoten, also einem potentiellen Zwitter, bald das eine bald das andere Geschlecht überwiegt, keinerlei Schwierigkeiten bereitet. Bei monöcischen Pflanzen, also Zwittern, lassen sich experimentell die

einen oder anderen Blütenarten unterdrücken, wie verschiedentlich gezeigt wurde. Die Tatsache läßt sich natürlich aber auch eben so gut im nichtmendelistischen Sinn deuten.

Eine andere Reihe von Tatsachen, die sich ebenfalls auf hermaphrodite Keimdrüsen beziehen, widersprechen aber wieder zum großen Teil einem solchen Schluß. Es wurde bereits früher die Tatsache besprochen,

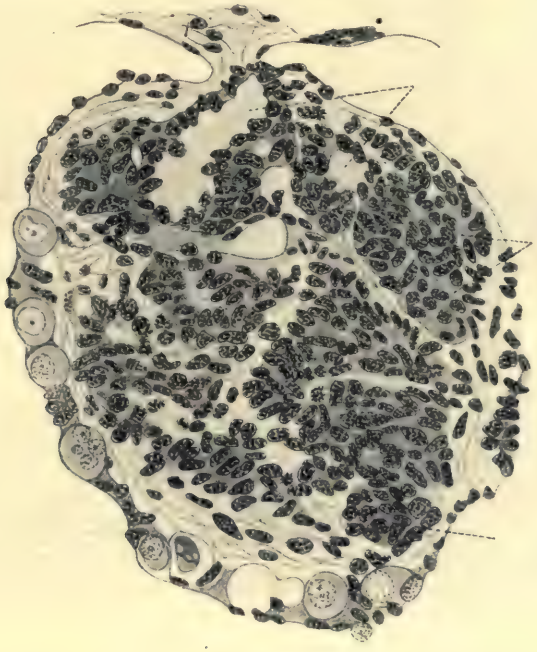


Fig. 152.
Embryonale Keimdrüse von Rana esculenta während der Umwandlung zum Hoden. Nach Kuschakewitsch.

daß nach den Studien von Smith es sich herausstellte, daß durch Parasitismus kastrierte männliche Krabben Eier bilden, während die Weibchen niemals Hodengewebe liefern können. Hier ist von der Geschlechtlichkeit selbst die Rede, für die nur die Produktion der spezifischen Geschlechtsprodukte maßgebend ist. Ob allerdings daraus der Schluß zu ziehen ist, daß das Männchen heterozygot ist, ist eine nicht leicht zu beantwortende Frage. Es ließen sich von entsprechenden

Tatsachen in der Tat mancherlei Befunde in gleichem Sinn verwerten. Es ist eine altbekannte Erscheinung, daß sich häufig im Hoden verschiedener Tierarten gelegentlich eine größere oder geringere Zahl von Eiern befinden. Gerade für die Arthropoden (Potamobius, Blatta, Spinnen) ist diese Erscheinung des sogenannten accidentellen Hermaphroditismus besonders häufig beschrieben und sie scheint über das ganze Tierreich verbreitet zu sein. Nebenstehende Fig. 153 zeigt einen der vielen bekannten Fälle von Eiern im Hoden des Flußkrebses.

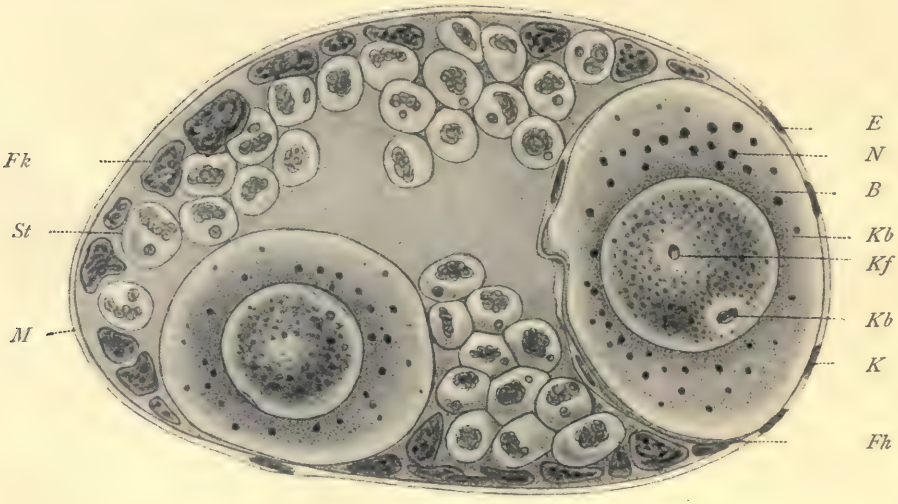


Fig. 153.

Hodenbläschen eines ♂ von Potamobius astacus mit Eiern. *B* Eiplasma, *E* Ei, *Fh* Follikelhaut, *Fk* Follikelkern, *K* Kern der Membran, *Kb* Keimbläschen, *Kf* Keimfleck, *M* Membran des Hodenbläschens, *N* Dotter, *St* Spermatogonien. Nach v. La Valette — St. George.

Das umgekehrte aber, das Auftreten von Hodengewebe im Ovar kommt sichtlich viel seltener vor. Es ist vor allem bei solchen Formen beschrieben, die wie eine Anzahl Fische besonders zum Hermaphroditismus neigen und diesen in allen Ausbildungsstufen zeigen. Es ist dann natürlich schwer zu sagen, ob die Hermaphroditen eigentlich einem Geschlecht zugehören. Es erscheint aber bemerkenswert, daß einer der wenigen Fälle vom Auftreten von Hodengewebe bei sonst typisch weiblichen Tieren sich auf Echinodermen bezieht, wo es Cuénot entdeckte. Neben-

stehende Fig. 154 zeigt einen Schnitt durch ein derartiges Ovar, dem vereinzelte Hodenfollikel eingelagert sind. Der Fall erscheint dadurch bedeutungsvoll, daß gerade für die Echinodermen auf Grund der Tat-

Fig. 154.
Schnitt durch den Eierstock eines Seesterns mit eingesprengtem Hodengewebe. Nach Buchner.

sachen der Cytologie geschlossen wurde, daß hier umgekehrt wie bei den Arthropoden das weibliche Geschlecht heterozygot sein muß.

Diesen den mendelistischen Annahmen günstigen Befunden stehen aber andererseits aus dem gleichen Gebiet eine ganze Anzahl mit ihnen

unvereinbare Tatsachen gegenüber. Vor allem aus dem Pflanzenreich gibt es da eine ganze Anzahl von Fällen, die eine schwerwiegende Bedeutung haben. Es wurde schon erwähnt, daß bei den Moosen mit der Sporenbildung die Reduktionsteilung erfolgt, die also hier von der Geschlechtszellenbildung getrennt ist. Mit dieser Teilung vollzieht sich aber die Trennung der Geschlechter, denn je eine der Tochterzellen liefert eine männliche, je eine eine weibliche Geschlechtspflanze. Obwohl deren Geschlecht nun fixiert ist, gibt es nach Strasburger doch viele Fälle, in denen solche Geschlechtspflänzchen die Geschlechtsorgane des anderen Geschlechts ausnahmsweise produzierten. Im Prinzip ist das natürlich das gleiche, wie die soeben zitierten Fälle des accidentellen Hermaphroditismus, des Vorkommens von Eiern im Hoden und umgekehrt. Aus dem Pflanzenreich sind auch mancherlei entsprechende Fälle bekannt; so fand Strasburger, daß alternde weibliche Individuen von Mercurialis annua vereinzelte männliche Blüten erzeugen können und umgekehrt männliche Individuen weibliche. In Staubfäden können sich in abnormen Fällen weibliche Organe bilden (Nemec), in Samenanlagen Pollen (Göbel). Und an diesem Punkt muß dann auch daran erinnert werden, daß bei Correns Bastardierungen von Bryonia dioica und monoecia unter 589 Individuen, die alle weiblich sein mußten, ausnahmsweise zwei Männchen erschienen. Correns und Bateson lassen sie als unwesentliche Ausnahmen bei Seite. Und doch erscheinen solche Ausnahmen gerade am wichtigsten. Wäre das weibliche Geschlecht in diesem Fall in Mendelschem Sinn homozygot, so würde das Auftreten von Männchen eine Unreinheit der Gameten bedeuten, die doch wohl ohne zwingenden Grund nicht angenommen werden darf. Am wichtigsten aber erscheinen für diese Frage wieder die Marchalschen Studien an Moosen. Bei diöcischen Moosen sind die haploiden Geschlechtspflanzen (Protonema) weiblich oder männlich, erzeugen Archegonien oder Antheridien. Das befruchtete Ei gibt die diploide ungeschlechtliche Generation (Sporophyt), in deren Sporen dann die Reduktionsteilung und, wie wir hörten, die Trennung der Geschlechter erfolgt. Auf dem Weg der Regeneration läßt sich aber aus dem Sporophyt ein Protonema erzeugen, das nun natürlich diploid ist. An ihm aber bilden sich männliche oder weibliche oder beiderlei

Geschlechtsprodukte. Vom Standpunkt der Merkmalsspaltung bei der Reduktionsteilung aus müssen die diploiden Pflanzen alle hermaphrodit

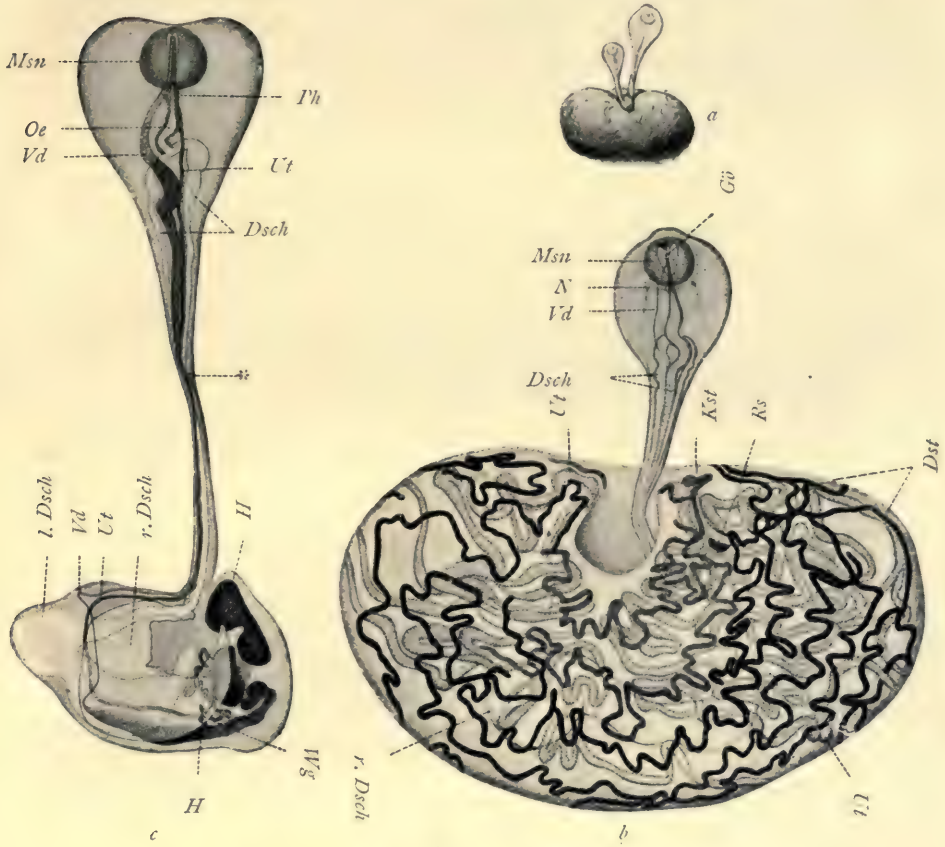


Fig. 155.

Wedlia bipartita. *a* Weibchen mit anhaftendem Männchen, *b* Weibchen stärker vergrößert, *c* Männchen desgl., *Dsch* Darmschenkel, *Dst* Dotterstock, *Gö* Genitalöffnung, *H* Hoden, *Kst* Keimstock, *l Dsch* linker Darmschenkel, *Msn* Mundsaugnapf, *N* Zentralnervensystem, *Oe* Oesophagus, *Ph* Pharynx, *r Dsch* rechter Darmschenkel, *Rs* Receptaculum seminis, *Ut* Uterus, *Vd* Vas deferens, *Wg* rudimentärer weiblicher Genitalkomplex. Nach Odhner.

sein, bestenfalls könnte das dominierende Geschlecht allein auftreten. Das Vorhandensein von allen drei Möglichkeiten ist aber schwer mit irgend einer mendelistischen Vorstellung zu vereinigen. Daß ganz

ähnliche Schwierigkeiten in vielen, allerdings leider meist experimentell unzugänglichen Fällen im Tierreich auftauchen, wurde schon früher angedeutet; Hermaphroditen mit ausgesprochener Protandrie oder Hermaphroditen, die gelegentlich Zwergmännchen erzeugen. Vielleicht noch merkwürdiger sind solche Fälle, in denen ein echter Hermaphrodit im Übergang zur Getrenntgeschlechtlichkeit sich findet. Nebenstehende Fig. 155 illustriert einen besonders bemerkenswerten Fall, die Trematoden von der Gattung Didymozoon. Bei diesen typisch hermaphroditen Würmern hat sich eine Trennung in Männchen und Weibchen vollzogen, letztere sind sehr groß, erstere ganz klein und sitzen in einer Vertiefung des weiblichen Körpers fest (Fig. 155*a*). Das Männchen aber enthält noch einen vollständigen rudimentären weiblichen Geschlechtsapparat und ebenso das Weibchen Reste des männlichen. Angesichts solcher Befunde erscheint es nicht weiter merkwürdig, wenn Blakeslee im Anschluß an seine Experimente an Schimmelpilzen ebenso wie Strasburger zu dem Schluß kommt, daß immer jedes Geschlecht im Prinzip die Anlagen beider Geschlechter enthält und die Geschlechtsbestimmung nur darüber entscheidet, welche von beiden Anlagen von der anderen unterdrückt wird. Eine solche Anschauung läßt sich aber nicht mit einer mendelistischen Theorie der Geschlechtsbestimmung vereinigen. Wenn sich auch mancherlei Material zu deren Gunsten anführen läßt, so liegt noch viel mehr solches vor, das ihr widerstreitet. Als Gesamtresultat dieser etwas umfangreichen Vorlesung müssen wir somit das ziehen, daß die Geschlechtsbestimmung, trotz ihres selbstverständlich alternativen Charakters, wahrscheinlich nicht einer Mendelschen Rückkreuzung vergleichbar ist, vielmehr eine Erscheinung zunächst noch unbekannter Natur darstellt, die zellphysiologisch und zellregulatorisch bedingt sein muß. Mehr zu sagen wäre sicherlich verfrüht.

Zwanzigste Vorlesung.

Der Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung: progam, syngam, metagam. Die Ursachen des Wechsels parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Formen. Die Ursachen des Übergangs von ungeschlechtlicher zu geschlechtlicher Fortpflanzung.

Wir haben unserer bisherigen Betrachtung des Geschlechtsproblems die Gesichtspunkte zu Grunde gelegt, die die jüngste Phase des Studiums dieser Frage beherrschen, die mendelistische Auffassung. Bei ihrer Diskussion haben wir zunächst eine sich aufdrängende Vorfrage ganz außer acht gelassen, die Frage des Zeitpunkts der Geschlechtsbestimmung. Die vormendelistische Epoche hat aber gerade diesen Punkt in das Zentrum des Interesses gestellt. Sie suchte ja in der Hauptsache das Wesen der Geschlechtlichkeit so zu erforschen, daß sie sich bestrebte, im Experiment das normale Geschlechtsverhältnis zu gunsten des einen oder anderen Geschlechts zu verschieben. Ein derartiger Eingriff kann natürlich nur dann Erfolg haben, wenn er zu einem Zeitpunkt einsetzt, an dem noch eine Reaktionsmöglichkeit vorhanden ist. Da bietet sich denn als natürliche Marke der Abgrenzung jenes Zeitpunktes das Moment der Befruchtung dar, sodaß die drei Möglichkeiten der zeitlichen Bestimmung gegeben sind als Bestimmung vor der Befruchtung (progam), während der Befruchtung (syngam), nach der Befruchtung (metagam). Es ist klar, daß für die mendelistische Betrachtungsweise die Tatsachen, die zu Gunsten der drei Möglichkeiten sprechen, größtenteils gleichgiltig sind. Denn wird das weibliche Geschlecht als heterozygot genommen, so ist die Bestimmung eine hauptsächlich progame, ist das Männchen heterozygot, so ist sie eine syngame, und wenn eine nachträgliche Verschiebung der Geschlechtsbestimmung möglich ist, so kann sie auf einer Dominanzverschiebung im heterozygoten Geschlecht beruhen. Im großen Ganzen kann also dieses Problem unabhängig von der mendelistischen Betrachtungsweise behandelt werden, was allerdings andererseits auch nicht ausschließt, daß die Gesamttatsachen in dieser oder jener Richtung Schlüsse erlauben.

Es liegt auf der Hand, daß die ältere Forschung sich vorwiegend für die metagame Bestimmung des Geschlechts interessierte, denn wenn überhaupt Hoffnung sein sollte, der Bestimmung Herr zu werden, so war das nächstliegende, eine Beeinflussung des sich entwickelnden Organismus zu versuchen. Es ist klar, daß ein solcher Versuch von vornherein mit sehr vielen Schwierigkeiten und Klippen zu kämpfen hat. Er muß selbstverständlich von der Betrachtung des normalen Geschlechtsverhältnisses ausgehen. Es spricht zwar zunächst manches dafür, daß dies für die einzelnen Organismen ein konstantes ist. So gibt Darwin für Rennpferde bei 25 560 Geburten 99,7 ♂ : 100 ♀ an; King findet bei der Kröte Bufo lentiginosus 93 ♂ : 100 ♀, Standfuss unter 32 176 Individuen von 40 Schmetterlingsarten 106,93 ♂ (stets auf 100 ♀ berechnet), Montgomery bei dem Käfer Macrodactylus subspinosus unter 8796 Tieren 131,0 ♂ : 100 ♀, dagegen bei der Spinne Lactrodectes mactans unter 41 749 Individuen ein Verhältnis von 819 ♂ : 100 ♀. Aber selbst wenn solche Verhältnisse aus recht großen Zahlenreihen abgeleitet sind, müssen sie doch mit großer Vorsicht betrachtet werden, wenn es sich darum handelt, sie zur Grundlage experimenteller Studien zu machen. Welche Fehlerquellen sie in sich bergen können, zeigen am besten die Verhältnisse des Menschen, für den ja die ausgedehntesten Zählungen vorliegen. Im Durchschnitt Europas fallen auf 100 Mädchengeburten 105,3 Knabengeburten, eine Zahl, die mit großer Konstanz auftritt. Werden aber die totgeborenen Kinder betrachtet, so fallen auf 100 Mädchen 131,9 Knaben, und wenn gar die Frühgeburten in Betracht gezogen werden, ist das Verhältnis 160 : 100 (Lenhossék). Andererseits ist auch bei lebenden Kindern der Prozentsatz an Knaben bei Erstgebärenden relativ hoch, nämlich etwa 137 : 100. Natürlich liegen bei Tieren die Verhältnisse auch nicht anders. Vielfach läßt sich das Geschlecht erst in einem gewissen Entwicklungsstadium bestimmen, sodaß kaum kontrolliert werden kann, ob nicht mehr oder weniger Eier, Embryonen, Larven eines Geschlechts zu Grunde gegangen sind. Eine weitere Schwierigkeit kommt daher, daß an verschiedenen Lokalitäten das Verhältnis ein verschiedenes sein kann. Die Zahlen für den Menschen variieren bekanntlich nach Ländern und Rassen, für die Frösche fand Pflüger 87% ♀ in Utrecht, aber nur

50% in Königsberg, bei Artemia salina kommen in manchen Fundstellen gar keine oder nur wenige ♂ vor, in anderen mehr, wieder in anderen ebensoviele wie Weibchen. Die wenigen Beispiele genügen wohl, zu zeigen, welche Grundschwierigkeit allen Versuchen metagamer Geschlechtsverschiebung anhaftet: denn das was sie beweisen müssen, wenn das Resultat das Problem der Geschlechtsbestimmung selbst betreffen soll, ist ja, daß ein indifferenter Zustand nach einer oder der anderen Seite auszuschlagen bestimmt wird oder daß ein vorhandener Geschlechtszustand umgestimmt wird.

Unter diesen Umständen wird es nicht wunder nehmen, daß alle Versuche, eine metagame Bestimmung zu beweisen, als fehlgeschlagen oder mindestens noch nicht bewiesen betrachtet werden müssen. So lohnt es sich denn auch gar nicht, in eine Einzelbetrachtung einzutreten. Vielfach erwiesen sich schon die Voraussetzungen der Versuche als gänzlich unhaltbar; wenn z. B. durch äußere Eingriffe an Raupen das Geschlecht von Schmetterlingen bestimmt werden sollte, während bereits im sich entwickelnden Schmetterlingsei doch das Geschlecht schon feststeht, wie wir früher bei Besprechung der Transplantationsversuche erfuhren. Cuénot hat sich der undankbaren Aufgabe unterzogen, einen großen Teil derartiger Angaben exakt nachzuprüfen, stets mit dem gleichen negativen Resultat. Natürlich sehen wir in diesem Zusammenhang von jenen schon besprochenen Erscheinungen ab, daß alternde weibliche Pflanzen männliche Blüten hervorbringen und analogen Fällen des Tierreichs. Sie besagen ja nichts über den Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, sondern nur darüber, ob das einmal vorhandene Geschlecht das andere definitiv ausschließt oder nicht.

Es kommt somit vor der Hand nur die Möglichkeit der pro- und syngamen Bestimmung in Betracht. Letztere ist es vor allem, die uns in der letzten Vorlesung ja dauernd begegnete. Alles was mit den geschlechtsbestimmenden Spermatozoen zusammenhängt, alles was dafür angeführt werden kann, daß das Geschlecht durch die Befruchtung zwischen einer Heterozygote und einer Homozygote bestimmt wird, alles was für eine Geschlechtsentscheidung bei der Alternative Parthenogenese oder Befruchtung spricht, ist ja Material im Sinne der syngamen Entscheidung. Bei ihr handelt es sich dann im wesentlichen

um den Einfluß der Samenzelle bei der Befruchtung: es muß Samenzellen mit männlicher und solche mit weiblicher Tendenz geben. Seitdem die Tatsachen über die zwei Spermienarten bekannt sind, die wir in der letzten Vorlesung kennen lernten, ist mit dem Begriff der Tendenz natürlich eine feste Vorstellung verknüpft. Er bedeutet entweder das Vorhandensein oder Fehlen eines Gens für Weiblichkeit oder das Vorhandensein oder Fehlen einer *X*-Substanz, die in bestimmter Quantität das männliche, in der doppelten das weibliche Geschlecht bedingt. In jedem Fall wäre ein unverrückbarer Zustand geschaffen und eine Verschiebung nur denkbar durch die Zahl der zur Befruchtung kommenden beiden Spermienarten.

Diese Vorstellung ist in einem Punkt vor allem den älteren Versuchen, die syngame Geschlechtsbestimmung zu erweisen, überlegen, wenn wir ganz von ihrer ausgezeichneten cellulären Begründung absehen, nämlich im Punkt der Klarheit. Hier ist die geschlechtsbestimmende Tendenz einfach ein unverrückbarer alternativer Zustand, während man früher mit so unfaßbaren Begriffen, wie kräftige und geschwächte, alte und junge Spermien operierte. Besonders der Begriff des Kräftezustandes spielt in der älteren Litteratur eine beträchtliche Rolle und seine Bedeutung wurde meist auf dem Wege der Statistik zu erweisen gesucht. Natürlich standen dabei die menschlichen Verhältnisse im Vordergrunde, aber auch bei den Tierzüchtern herrscht der Glaube an die verschiedene Wirksamkeit kräftiger und schwacher, alter und junger Hengste, Stiere, Widder vor. Bald betrachtete man das relative Alter der Eltern, bald ihre sozialen und Ernährungsverhältnisse. Wie so oft sind die Ergebnisse der Statistik in keiner Weise eindeutig, ganz abgesehen davon, daß ein derartiges biologisches Problem überhaupt nicht rein statistisch gelöst werden kann. Wo man aber versucht hat, einen bestimmten Punkt im Tierexperiment zu prüfen, wie es Cuénot und O. Schultze taten, ergaben sich stets negative Resultate. Was für den undefinierbaren Kräftezustand der Spermien gilt, trifft auch für die Möglichkeit zu, daß ihr Alter eine Bedeutung haben könne. Die bekannteste Illustration dieser Anschauung stellt ja das Geschlechtsverhältnis der Haustaube dar. Bei ihr lösen sich stets 2 Eier im Intervall einiger Stunden vom Eierstock los und werden oben im Ovidukt

befruchtet; sie werden dann im Abstand von 1—2 Tagen abgelegt. Eine alte Überzeugung besagt nun, daß stets aus dem ersten Ei ein Männchen, dem zweiten ein Weibchen schlüpft. Da nun die Spermatozoen, die die beiden Eier befruchten, von der gleichen Begattung stammen, so ist das das zweite Ei befruchtende etwas länger im mütterlichen Körper, älter, und dadurch soll es weibchenbestimmend geworden sein. Wenn es nun auch tatsächlich oft vorkommt, daß die jungen Tauben in solcher Reihenfolge schlüpfen, so ist nach Cuénot jedoch auch das umgekehrte eben sowohl der Fall, als auch, daß ausschließlich 2 ♂ oder 2 ♀ schlüpfen. Hätte außerdem ein solcher Einfluß eine geschlechtsbestimmende Bedeutung, so könnte er von vornherein nicht für solche Tiere gelten, bei denen das Sperma im mütterlichen Körper lange leben kann, ohne daß dabei ein Einfluß auf das Geschlecht bemerkbar ist, wie das etwa beim Huhn, bei den Fledermäusen und in extremer Form mit jahrelanger Funktionsfähigkeit des von einer Begattung stammenden Spermas bei Landschnecken und der Biene der Fall ist.

Wenn man also zunächst sich an die bestimmten und greifbaren Folgerungen halten muß, die sich für die syngame Geschlechtsbestimmung vor allem aus den Tatsachen über die *X*- und *Y*-Spermatozoen ergeben, so gibt es doch andererseits noch mancherlei Dinge, die trotzdem unerklärt bleiben. Da ist vor allem noch der Fall der Biene, der in keiner Weise als geklärt betrachtet werden kann, und zwar bestehen die Schwierigkeiten von verschiedener Seite. Zunächst sind die biologischen Verhältnisse durchaus noch nicht absolut feststehend. Wenn man auch annimmt, daß im allgemeinen die Dzierzonsche Lehre, nach der unbefruchtete Eier ♂, befruchtete ♀ liefern, zu Recht besteht, so läßt sich doch bei einiger Vorsicht zunächst nur sagen, daß unbefruchtete Eier sicher ♂ liefern. Ob aber nicht auch befruchtete Eier ♂ geben können, läßt sich vor der Hand nicht mit Sicherheit entscheiden. Seit Dzierzon finden sich immer wieder in der Literatur Fälle verzeichnet (vor allem durch Pérez), daß in Bastardstöcken ♂ mit Bastardcharakter auftreten, was ja nur möglich ist, wenn sie aus befruchteten Eiern entstehen. Man hat stets dagegen eingewandt, daß sie die zufälligen Nachkommen von Bastardmüttern gewesen seien, ein Einwand, der aber weder bewiesen, noch nach Kenntnis der Bastardierungsgesetze

wahrscheinlich ist. Es sind allerdings in dem so viel diskutierten Bienenproblem durch die besonderen Verhältnisse im Bienenstaat so viele Fehlerquellen zu berücksichtigen, daß bisher noch jede Möglichkeit eines einwandfreien Beweises gegen die Dzierzonsche Lehre fehlte. Nun hat aber gerade bei der Biene bisher auch die cytologische Untersuchung versagt. Ein *X*-Chromosom ist nicht bekannt, wohl aber verlaufen beim Männchen die Reifeteilungen im Prinzip derartig wie bei den Aphiden, sodaß per analogiam wohl geschlossen werden könnte, daß auch hier alle ♂-bestimmenden Spermatozoen zu Grunde gehen. Damit ist aber ja nur erklärt, daß aus befruchteten Eiern ♀ entstehen, nicht warum parthenogenetische ♂ liefern. Bei der Phylloxera, wo parthenogenetische Eier beiden Geschlechtern den Ursprung geben, kennen wir sogar den Mechanismus, der die Eier in die männliche Richtung treibt, nämlich das Entfernen eines *X*-Chromosoms bei einer Reifeteilung. Bei der Biene ist aber nichts derartiges bekannt, um so mehr, als die Zahlenverhältnisse der ♂ Chromosomen wenig verständlich sind. Kurzum, der Fall ist immer noch nicht als klar zu betrachten, wenn auch vielleicht die Möglichkeiten seiner Aufklärung bereits sichtbar sind.

Vielleicht noch größere Schwierigkeiten bereiten einer einfachen Interpretation mit syngamer Bestimmung die Resultate, die R. Hertwig bei einem Teil seiner Experimente an Fröschen erhielt. Er ging von früheren Befunden aus, die ihn mit der merkwürdigen Erscheinung der geschlechtlichen Indifferenz bekannt gemacht hatten. Während in manchen Zuchten das Geschlecht schon auf frühen Larvenstadien sehr deutlich ausgeprägt ist, ist es in andern noch bei lange metamorphosierten Tieren nicht deutlich zu erkennen. Die ganze Gonade findet sich makroskopisch wie mikroskopisch im Zustand einer gewissen Indifferenz, die bald mehr nach der männlichen, bald mehr nach der weiblichen Seite hinneigt. Es hatte sich nun gezeigt, daß Frösche von gewissen Lokalitäten besonders zur Bildung der indifferenten Formen neigten. Hertwig ging nun von folgender Überlegung aus: Wenn das Sperma verschiedene aber typische geschlechtliche Tendenz hat, typisch bei jedem einzelnen Individuum, so muß die geschlechtbedingende Einwirkung sich stets in gleicher Richtung bewegen, wenn man Weibchen verschiedener Tendenz mit dem gleichen Sperma befruchtet.

Es zeigte sich nun, daß bestimmte Männchen, wenn sie mit verschiedenartigen Weibchen gepaart werden, die von Lokalitäten stammen, die normale Geschlechtsentwicklung zeigen, in starkem Maß das Auftreten von indifferenten Formen fördern. Wird dasselbe Sperma aber zu Eiern gegeben, die zur Bildung der Indifferenten neigen, so erscheint ein Überschuß an Weibchen. Es verläuft also eine Reihe der Steigerung von ♂ über Indifferente mit mehr ♂-Habitus, indifferente, und Indifferente mit ♀-Habitus zu Weibchen.

So war in einem Fall durch das Männchen das normale Verhältnis der Geschlechter von 1 : 1 auf

1 ♀ : 34 ♀-Indifferente : 87 Indifferente : 43 ♂-Indifferente : 70 ♂

verschoben worden. Das gleiche ♂ erzeugte mit einem ♀ mit Neigung zu indifferenten, das bei normaler Befruchtung ergab

9 ♀ : 18 ♀-Indifferente : 134 Indifferente : 12 ♂-Indifferente : 7 ♂

ausschließlich 99 weibliche Tiere. Eine Erklärung dieser Befunde ist nicht leicht und zunächst im Rahmen der für die syngame Geschlechtsbestimmung gewonnenen Resultate undurchführbar.

Was nun die dritte Möglichkeit der progamen Bestimmung betrifft, so würde sie besagen, daß bereits im unbefruchteten Ei das Geschlecht des zukünftigen Wesens bestimmt ist: es gäbe weibliche und männliche Eier, deren Charakter durch die Befruchtung nicht mehr geändert werden kann. Die mendelistische Erklärung erfordert diese Annahme natürlich in all den Fällen, in denen das weibliche Geschlecht als heterozygot betrachtet wird, da dann die Gameten zur Hälfte weiblich, zur Hälfte männlich determiniert sein müssen. Es kann nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß es zahlreiche Fälle solcher Art gibt. Vor allem muß das natürlich dann der Fall sein, wenn auf parthenogenetische Weise beide Geschlechter erzeugt werden und in dieser Gruppe besonders wieder in jenen Fällen, in denen es verschiedene Individuen sind, die entweder nur weibliche oder nur männliche Eier legen, wie bei Phylloxera. Das gleiche trifft für solche Fälle zu, in denen, wie bei manchen Käfern und Schmetterlingen durch gelegentliche, ungewöhnliche Parthenogenese auch beide Geschlechter im normalen Verhältnis erzeugt werden. Die berühmtesten Fälle zur Demonstration der

progamen Bestimmung sind aber die, bei denen bereits die Eier äußerlich das zukünftige Geschlecht erkennen lassen, indem die Männcheneier kleiner, die Weibcheneier größer sind. Das klassische Beispiel dafür ist der Wurm Dinophilus nach der Entdeckung von Korschelt, dessen Gelege mit ♂- und ♀- Eiern nebenstehend abgebildet ist (Fig. 156). Das gleiche steht, neben einigen nicht einwandfreien Fällen, fest für Rotatorien, Phylloxerinen, Spinnen.

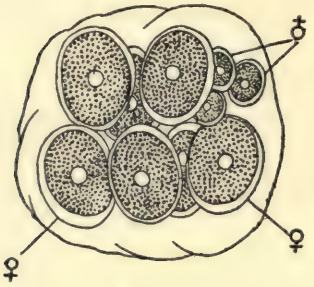


Fig. 156.
Cocon von Dinophilus mit ♀- und ♂-Eiern. Nach Korschelt.

Ebenfalls im gleichen Sinn wird meist die Tatsache der Gleichgeschlechtigkeit multipler Embryonen verwertet, die allerdings eben so sehr auch für die syngame Bestimmung spricht. Man versteht darunter die merkwürdige Erscheinung, daß aus einer Eizelle mehrere Individuen entstehen können, indem frühe Furchungsstadien auseinanderfallen und sich selbständig weiter entwickeln. Wenn wir von den sogenannten eineiigen Zwillingen des Menschen absehen, deren Entstehung ja nur erschlossen ist und deren ausschließliche Gleichgeschlechtigkeit nicht unbestritten ist, sind die beiden schönsten Fälle die des Gürteltiers Tatusia und der parasitischen Wespen (Chalcididen) Ageniaspis, Lithomastix und verwandter Formen. Bei jenen Gürteltieren entwickeln sich fast immer gleichzeitig 4 Embryonen, die in gemeinsame Embryonalhüllen eingeschlossen sind, was auf einen Ursprung aus den 4 Furchungszellen deutet. Fig. 157 zeigt eine Fruchtblase mit 4 jungen Keimscheiben im Kreis angeordnet und Fig. 158 eine aufgeschnittene Blase mit älteren Embryonen. Die 4 Jungen sind aber stets des gleichen Geschlechts. Noch eklatanter ist aber der Fall jener Wespen. Sie legen ihre Eier in Schmetterlingseier hinein, in denen sie sich mit dem Schmetterling entwickeln, bis schließlich sich die fertigen Wespen aus der Raupe herausbeißen. Die Eier der Wespen zerfallen nun nach einigen Teilungen in ihre Zellen, die dann für sich die Furchung beginnen. Es entstehen so ganze Ketten von Embryonen aus einem Ei, die bei manchen Arten bis 1000 Individuen enthalten können, die nun wieder alle eines

Geschlechts sind. Fig. 159*a* zeigt ein junges Entwicklungsstadium von Polygnotus minutus, in dem sich gerade die Furchungszellen auseinanderlegen, *b* ein älteres Ei mit vielen Furchungsstadien, *c* eine noch ältere Blase mit mehreren Embryonen. Fig. 160 gibt eine aus einem Ei entstandene Embryonenkette einer anderen Art, Encyrtus fuscicollis wieder.

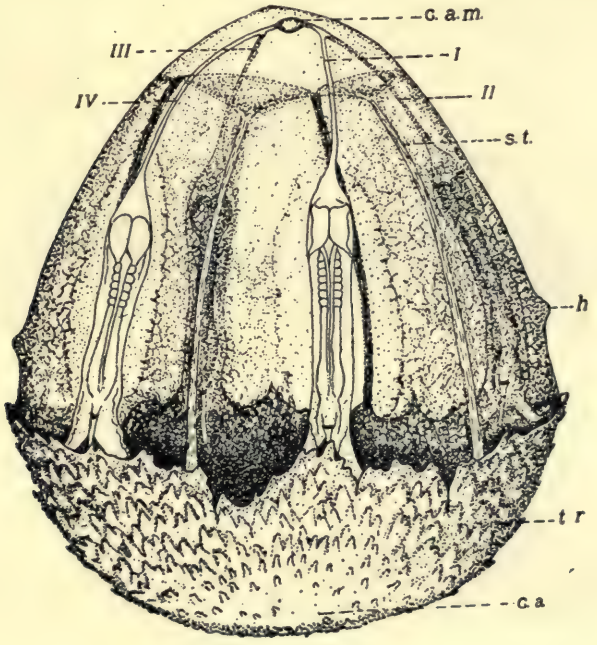


Fig. 157.
Junge Keimblase von Tatu novemcinctum mit 4 Embryonen (I—IV). Nach Newman und Patterson.

Den Tatsachen der progamen Bestimmung gegenüber erhebt sich natürlich die Frage, ob man im stande ist, auf sie einen Einfluß auszuüben, also die Relation männlicher und weiblicher Eier zu verschieben. Ein Erfolg wäre natürlich von größtem Interesse; er würde allerdings das Wesen der geschlechtsbestimmenden Ursachen nicht treffen müssen. Angenommen, das weibliche Geschlecht wäre in diesem Fall im Mendelschen Sinne heterozygot, so bedeutet eine künstliche Verschiebung der Geschlechtsrelation nur, daß von der einen Eiart weniger gebildet

werden als von der anderen. Da die Eiarten sich durch ihre Größe unterscheiden, also unter verschiedenen cellulären Bedingungen heranwachsen, können künstlich gesetzte Bedingungen das völlige Ausbilden einer Eiart verhindern, obwohl ihre schon geschlechtlich festgelegte Halbzahl vorhanden ist. Wohl aber wird ein solcher positiv ausfallender Versuch einen wichtigen Punkt des Problems treffen, wenn die Grundlage der Geschlechtsbestimmung mit dem *X* und *Y*-Chromosom zu-

Fig. 158.
Aufgeschnittene Keimblase von Tatu novemcinctum mit den 4 Embryonen. Nach Newman und Patterson.

sammenhängt, ohne daß ein Mendelfall vorliegt. Wenn die Eizellen in dieser Beziehung so ausgestattet sind wie bei den Echinodermen, also im Gegensatz zu den Wanzen, d. h. ein unpaares *Y*-Chromosom besitzen (resp., was im Erfolg das gleiche ist, ein *X*- und ein *Y*-Chromosom) so muß, wie das bei den Phylloxerinen ja tatsächlich festgestellt wurde, bei der Reifung der Eier eine Verschiedenheit zwischen Männchen- und Weibcheneiern vorliegen. Bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Phylloxeraeiern, bei welcher Form ja wie gesagt dem

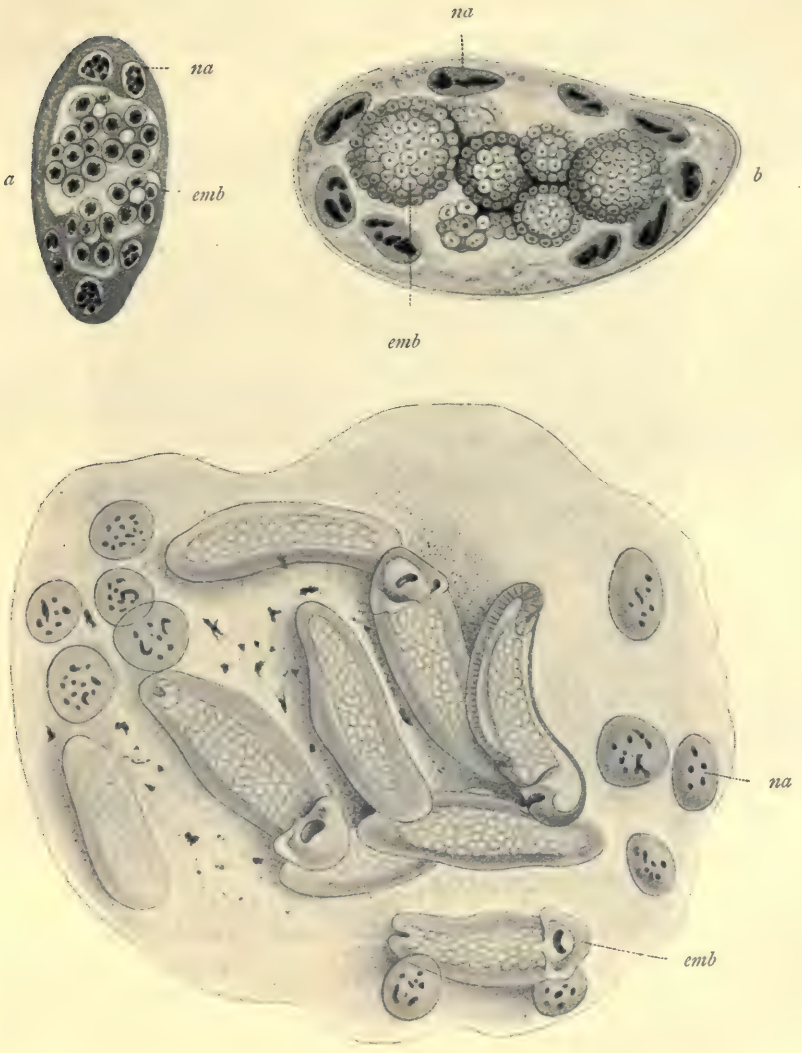


Fig. 159.

a, *b*, *c* 3 Stadien der Entwicklung von Polygnotus minutus, *na* Amnionkerne, *emb* Embryonen. Nach Marchal.

Männchen das X-Chromosom, dem Weibchen 2 X-Chromosome zukommen, geschieht das so, daß bei einer Reifeteilung das eine X-Chromosom verschwindet, wenn es sich um ein Männchenei handelt. Bei Formen wie Dinophilus, wo die befruchteten Eier beide Geschlechter geben

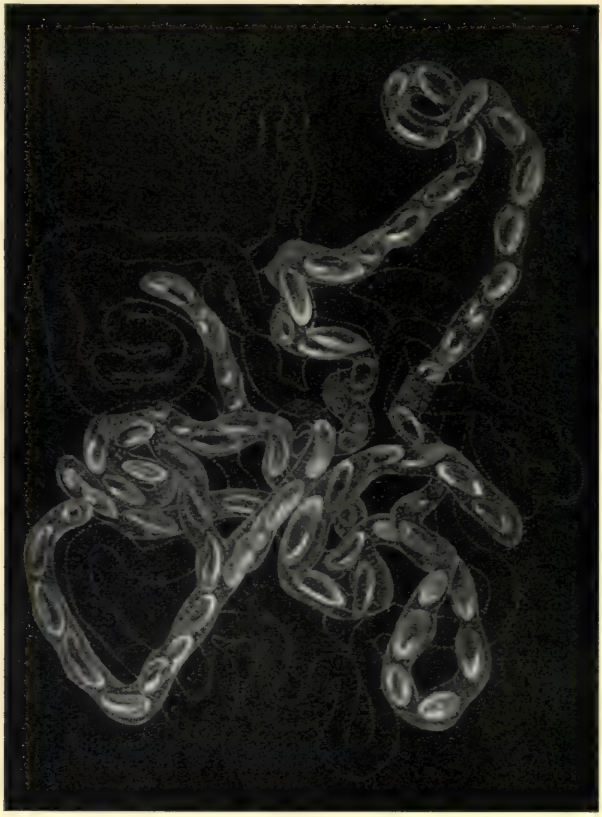


Fig. 160.
Embryonenkette der Wespe Encyrtus. Nach Marchal.

(neuerdings wird auch Parthenogenese behauptet (Beauchamp!) und die Bestimmung beim Ei liegt, muß die Reduktionsteilung dann so verlaufen, daß alle Weibcheneier das X-Chromosom in den Richtungskörper abgeben, die Männcheneier aber es behalten. Da nun die Eier vor der Reifeteilung schon die geschlechtliche Differenz zeigen,

so besagt das, daß (ebenso wie bei den Phylloxerinen) in dem Ei schon vorhandene Faktoren es bestimmen, wie sich das *X*-Chromosom in die Reifeteilung einstellt. Werden nun unter dem Einfluß äußerer Bedingungen nur ein oder mehr Eier einer Sorte gebildet, so kann das besagen, daß direkt die betreffenden Faktoren beeinflußt wurden, die den Bestimmungssubstanzen in den Chromosomen noch übergeordnet sind. Wir werden bald diese Faktoren, die Sexualitätsfaktoren, bei Formen mit Geschlechtszyklen noch näher zu betrachten haben, hier genügt es, festgestellt zu haben, daß positive Erfolge gerade an solchen Objekten besonders wichtig sein müssen.

Bis jetzt liegen da aber nur zwei erfolgreiche Versuchsreihen vor, die beide von R. Hertwig und seinen Schülern stammen. v. Malsen suchte durch Einwirkung von Außenfaktoren die Produktion der Weibchen- und Männcheneier von Dinophilus zu beeinflussen. Als solche dienten, wie bei allen derartigen Versuchen, Temperatur- und Nahrungsdifferenzen, also Faktoren, die den Stoffwechsel herabsetzen oder befördern. Es zeigte sich in der Tat, daß die Zahl der beiden Eiarten in einem Gelege beträchtlich von solchen Faktoren abhängt. Während in der als Normalkultur betrachteten Zucht bei etwa 19° das Verhältnis der Männcheneier zu den Weibcheneiern 1 : 2,4 betrug, stieg es bei 13° auf 1 : 3,5 und sank bei 26° auf 1 : 1,7. Hunger wirkte aber bei normaler Temperatur genau wie erhöhte Temperatur bei normaler Ernährung.

Die zweite Versuchsreihe arbeitet nicht mit Temperatur oder Ernährung, sondern mit einer Verschiebung eines inneren Gleichgewichtszustandes der Eier, die sich in ihrer wesentlichen Grundlage nur schwer fassen läßt. Sie ist außerdem noch dadurch nicht so leicht auszudeuten, daß es nicht feststeht, inwieweit bei dem untersuchten Objekt, den Fröschen, Eier mit männlicher oder weiblicher Tendenz existieren. Die Resultate beweisen zwar die Möglichkeit einer Beeinflussung, sind aber zunächst nur schwer dem Rahmen der bisher besprochenen Fragestellung einzugliedern. Schon Thury hatte die Vermutung ausgesprochen, daß der Reifezustand des Eis geschlechtsbestimmend wirken könne und Pflüger suchte in Experimenten am Froschei den Beweis dafür zu erbringen. Den Zustand der Überreife erzielte er dadurch,

daß er brünstige Weibchen trennte und sie so zwang, ihre Eier über die Normalzeit im Uterus zu halten. Wurden solche überreife Eier aber befruchtet, so ergaben sie einen höheren Prozentsatz an Männchen. Ganz entsprechende Untersuchungen führte nun R. Hertwig, von bestimmten theoretischen Überlegungen über die cellulären Grundlagen der Geschlechtsbestimmung ausgehend, in systematischer Weise aus. Dabei gelang es ihm in der Tat, regelmäßig bei Befruchtung überreifer Eier einen besonders hohen Prozentsatz an Männchen zu erzielen. In zwei Versuchen, in denen zwischen der ersten normalen Befruchtung und der letzten Befruchtung künstlich zurückgehaltener Eier 54 resp. 64 Stunden lagen, war das Geschlechtsverhältnis der aus ersteren Eiern gezogenen Tiere 89 ♀ : 99 ♂, das aber aus der Befruchtung der überreifen Eier 24 ♀ : 177 ♂. Noch eklatanter ist das Resultat, das Kuschakewitsch bei Wiederholung des gleichen Versuchs erhielt. In einem Experiment war das Ergebnis der Normalkultur 53 ♀ : 58 ♂; die Eier des gleichen Weibchens, die 89 Stunden künstlich zurückgehalten waren, lieferten 299 ♂ und gar kein Weibchen (neben einem bilateralen Hermaphroditen). Das Ergebnis ist auch dadurch besonders einwandfrei, daß bei den beiden Kulturen die Sterblichkeit nur 6 resp. 4% betragen hatte. Aus jüngster Zeit stammt ein neuer Versuch R. Hertwigs, der bei der ersten, normalen Befruchtung 185 ♀ : 163 ♂ ergab, während die letzte Befruchtung der überreifen Eier nach 94 Std. ausschließlich 271 ♂ lieferte.

Ein dritter Versuch, der von Russo stammt, wäre besonders bedeutungsvoll, wenn er sich bestätigte, da hier direkt die möglichen physiologisch- chemischen Grundlagen der progamen Verschiebung im Ei betroffen würden. Er will durch Verabreichung von Lecithin an Kaninchen eine besonders reiche Ansammlung von deutoplasmatischem Material im Ei und darauf folgenden Überschuß an Weibchengeburten erzielt haben. Von verschiedenen Seiten ausgeführte Nachprüfungen konnten aber nicht das gleiche Resultat zeitigen.

Wir sagten bereits, daß diese Versuche dadurch besonderes Interesse erheischen, daß sie sich direkt mit jenen unbekannten Faktoren in den Eizellen befassen, die wir dem geschlechtsbestimmenden Chromosomenmechanismus unter allen Umständen als übergeordnet zu betrachten

gezwungen sind. Daß solche Faktoren bestehen müssen, wurde ja bereits aus den Verhältnissen solcher Formen abgeleitet, die auf parthenogenetischem Wege beide Geschlechter erzeugen können und dies, wie bei Phylloxera feststeht, durch eine Regulation der Verteilung der Geschlechtschromosomen bei der Reifeteilung erzielen. Daraus folgt von selbst, daß man hoffen muß, durch das Studium der Geschlechtsverhältnisse derartiger cyklischer Formen noch einen Schritt weiter kommen zu können. So erhalten die Versuche, die Ursachen der Generationscyklen aufzuklären, eine ganz besondere Bedeutung für das gesamte Geschlechtsproblem; ihrer Betrachtung wollen wir uns darum, an diesem Punkt angelangt, zuwenden.

Im Tierreich sind es vor allem drei Gruppen von Formen, deren Generationscyklus experimentell erforscht wurde, die Rotatorien, Daphniden und Aphiden. Im Prinzip verläuft bei allen der Cyklus in gleicher Weise, wenn wir von Detailverschiedenheiten absehen, nämlich so, daß parthenogenetische Weibchen eine Zeit lang immer wieder ihresgleichen erzeugen, bis mit einem Male auf gleichem Weg Männchen und Weibchen gebildet werden. Aus deren Befruchtung nehmen wieder parthenogenetische Weibchen ihren Ursprung, die den Cyklus von neuem beginnen. Die parthenogenetisch erzeugten, meist zarten Eier werden Sommereier genannt, die mit besonderen Schutzvorrichtungen ausgestatteten und hartschaligen befruchteten Eier sind die Dauer- oder Wintereier. Im großen Ganzen haben die Experimente an diesen Organismen jetzt zu übereinstimmenden Resultaten geführt, sodaß wir hier nur für eine Gruppe eine genauere Darstellung geben wollen und uns für die beiden anderen kurz fassen können. Wir wählen dazu die Daphniden, für die das meiste Material vorliegt und die ja auch die dem Experiment günstigsten Objekte darstellen.

A. Weismann war der erste, der die große Bedeutung des Gegenstandes klar erkannte und durch genaues biologisches Studium der Generationscyklen der Daphnien wie durch Versuche, sie experimentell zu beeinflussen, die Grundlagen für unsere gesamten Kenntnisse des Gegenstandes legte. Er fand zunächst, daß die Generationscyklen der einzelnen Formen ziemlich verschieden sind. Bei manchen Arten findet nur einmal im Jahr typisch die Bildung der Dauereier statt, sie sind

monocyklisch; andere zeigen einige bis viele aufeinanderfolgende Perioden geschlechtlicher und parthenogenetischer Vermehrung, sie sind polycyklisch. Wieder andere, die acyklischen Arten, scheinen die Fähigkeit, Geschlechtsformen zu bilden, ganz verloren zu haben, sie vermehren sich dauernd parthenogenetisch. Die Bildung der befruchtungsbedürftigen Wintereier und der Männchen ist ein identischer Vorgang, das Eintreten des Zustandes der Sexualität; denn erstere sind nicht etwa Sommereier, die durch die Befruchtung zu Wintereiern werden, sondern sind auf besondere Weise gebildete Eier, die befruchtungsbedürftig sind und ohne Befruchtung zu Grunde gehen. Nur jene Veränderungen, die die definitive Ausbildung des Wintereis mit allen seinen Schutzvorrichtungen bedingen, sind von der Befruchtung abhängig.

Weismann fand nun als Regel, die die weiteren faunistischen Studien auch bestätigten, daß die monocyklischen Arten sich in großen Seen finden mit ihren wenig bedeutenden Schwankungen der Lebensverhältnisse, deren wichtigste nur das Zufrieren im Winter darstellt. In kleinen Becken aber, die eben so leicht im Sommer austrocknen wie im Winter zufrieren, leben die polycyklischen Arten, bei denen somit nahezu immer Dauereier zur Verfügung stehen, die schlechte Perioden überleben können. Gemäß der Gesamtrichtung seiner Anschauungen zog somit Weismann den Schluß, daß der Generationscyklus eine Anpassungserscheinung an die äußeren Lebensbedingungen sei, die durch die natürliche Zuchtwahl erblich fixiert ist. Die ganze Erscheinung ist somit nur phylogenetisch zu verstehen und muß von den Faktoren der Außenwelt, die früher die Selektion bewirkt haben, jetzt unabhängig sein. Einige Experimente, die er ausführte, ließen ihn dann auch ebensowenig wie die Beobachtungen in der Natur irgend einen derartigen Einfluß erkennen.

Den Anstoß zur Neubetrachtung des Problems gaben vor allem R. Hertwigs Untersuchungen über die geschlechtsbestimmenden Ursachen. Sie hatten ihn auf den Gedanken geführt, daß das Wesen der Geschlechtlichkeit in cellulären Vorgängen zu sehen sei, nämlich Massenbeziehungen zwischen Kern und Protoplasma. Da diese, wie sicher feststeht, durch äußere Faktoren, vor allem die Temperatur, beein-

flußbar sind, so gehen seine und seiner Schüler Studien vor allem darauf aus, durch experimentelle Verschiebung jenes Faktors die Geschlechtlichkeit zu beeinflussen. In der Tat glaubte Issakowitsch, durch Temperatureinflüsse, nämlich Kälte, die Sexualität herbeigeführt zu haben. Es sind also in der Hauptsache äußere Faktoren, die das Auftreten der Geschlechtstiere bewirken. Dem wurde vor allem von Weismanns Schülern Keilhack, Strohl, Kuttner widersprochen, ohne daß sie eine weitere Klärung der Frage bringen konnten. Erst in der jüngsten Zeit scheint sich die Streitfrage im wesentlichen entschieden zu haben und zwar durch die Bemühungen von Woltereck und seinem Schüler v. Scharffenberg einerseits, Mc. Clendon und Papanikolau andererseits.

Wir haben bereits bei Behandlung der Einflüsse äußerer Faktoren auf die Variabilität Wolterecks Studien über den Einfluß der Assimilationstätigkeit auf die Kopfhöhe der Daphnien besprochen. An sie schließen sich die Untersuchungen über unser Problem direkt an, indem sie die Sexualität, also die Neigung, Geschlechtstiere — Weibchen mit befruchtungsbedürftigen Eiern und Männchen — zu bilden, in gleicher Weise als variable Eigenschaft betrachten, wie jene Helmgröße, deren Ausschlag durch das Zusammenwirken einer unanalysierbaren inneren Potenz mit den Außenfaktoren bedingt wird. Wenn sich auch im Detail die verschiedenen Arten und Rassen verschieden verhalten, so ist im wesentlichen folgende Gesetzmäßigkeit festzustellen: Die Sexualität, also die innere Neigung Geschlechtstiere zu bilden, ist in der ersten parthenogenetischen Generation sozusagen O. Infolgedessen können auch äußere Faktoren keinerlei Wirkung ausüben. Mit allen weiteren parthenogenetischen Generationen steigt aber die Sexualität. Die äußeren Faktoren, die die Sexualität fördern, sind schlechte Ernährung (indirekt auch wohl Kälte), während umgekehrt sehr reichliche Ernährung die Sexualität unterdrückt. Je höher nun in den weiteren parthenogenetischen Generationen die innere Neigung zur Sexualität steigt, um so mächtiger muß man die entgegengesetzte Einwirkung der Außenfaktoren nehmen, um die Parthenogenese noch zu erhalten, bis schließlich die Sexualität obligatorisch wird und nichts mehr sie aufhält. Die Bildung der Geschlechtstiere beruht also auf

zwei Faktoren, die sich gegenseitig die Wage halten, der inneren Geschlechtspotenz und der Einwirkung äußerer Faktoren.

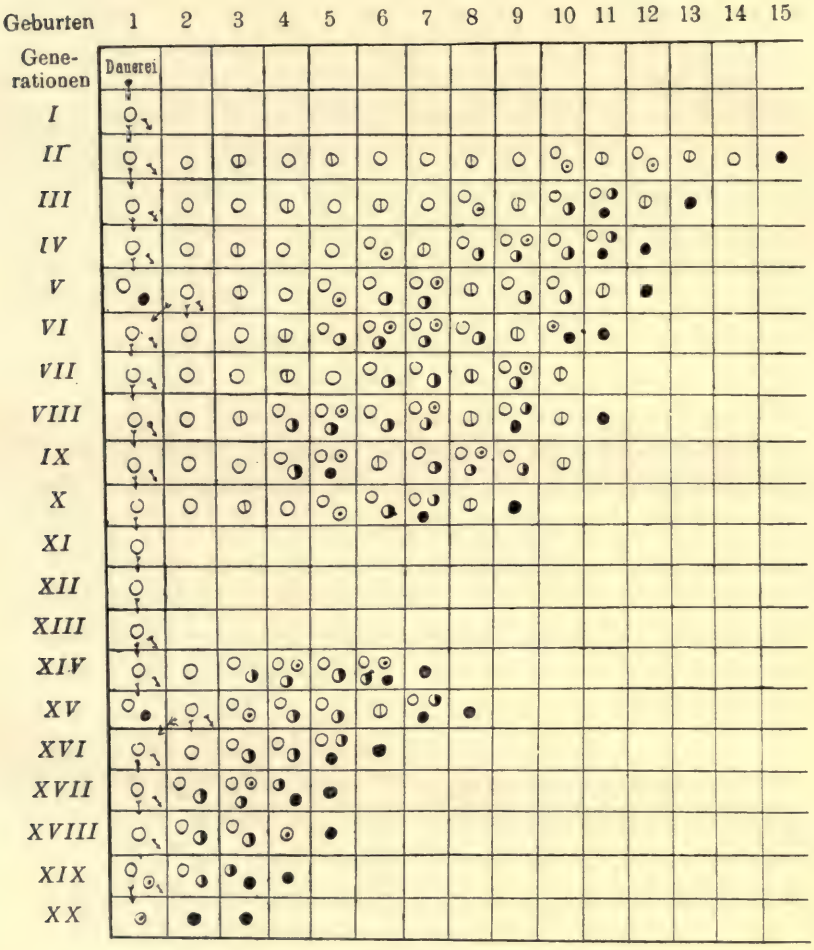


Fig. 161.
Darstellung des Cyklus einer Daphnie. Nach Papanikolau.

Zu diesen Befunden Wolterecks ist durch Scharffenberg und Papanikolau eine wichtige Ergänzung hinzugekommen. Ein jedes parthenogenetische Weibchen erzeugt ja nicht nur einen Wurf von

Jungen, sondern deren viele. Es zeigt sich nun, daß die Tendenz zur Sexualität mit jedem einzelnen Wurf steigt. Ein später Wurf der ersten parthenogenetischen Generation hat bereits eine starke sexuelle Tendenz, sodaß sogar in normalen Verhältnissen hier bereits Geschlechtstiere auftreten können. Mit der Zahl der Generationen tritt diese Steigerung der Tendenz in immer früheren Würfen auf, sodaß diese Tendenz zur Sexualität also proportional ist der Zahl der parthenogenetischen Generationen wie der Zahl der Geburten. Die folgende Tabelle über das Verhalten einer Normalkultur von Simocephalus illustriert dies. Die vertikalen Reihen beziehen sich auf die Zahl der Geburten eines Weibchens, die horizontalen geben die parthenogenetischen Generationen wieder, der Ausgangspunkt ist ein Dauerei. ◯ bedeutet parthenogenetische Weibchen, ⊙ sind Männchen, ◑ sind Weibchen mit befruchtungsbedürftigen Eiern (Ephippialweibchen), ⓘ sind nicht weiter auf ihre Geschlechtlichkeit geprüfte, ● bedeutet degenerierte Tiere, die stets den Schluß der Bruten und Cyklen bilden. Das Gesagte geht aus dieser Tabelle ohne weiteres hervor (Fig. 161).

Natürlich folgt aus diesen Befunden, daß die Möglichkeit, auf die Fortpflanzungsweise einen Einfluß in der Richtung des Anhaltens der Parthenogenesis auszuüben, der Zahl der Würfe wie Generationen umgekehrt proportional ist. Tiere der ersten Würfe der ersten Generation können durch hohe Temperatur oder noch besser durch reiche Ernährung in unbegrenzter parthenogenetischer Fortpflanzung erhalten werden. Woltereck züchtet eine solche Kultur jetzt schon seit Jahren parthenogenetisch. In mittleren Generationen und Bruten fällt „der Kampf" zwischen der inneren Tendenz und der äußeren Bewirkung bald zu gunsten der Sexualität, bald zu gunsten der Parthenogenese aus, und in den letzten Generationen wie Bruten ist es nicht oder nur in geringem Maße möglich, die Sexualität aufzuhalten.

Sollen diese Befunde, die das Problem jetzt wohl im Prinzip geklärt haben, für die Frage der geschlechtsbestimmenden Faktoren ausgenutzt werden, so muß natürlich in erster Linie erforscht werden, was die „innere Tendenz" zur Sexualität bedeutet. Das ist natürlich nicht leicht. Zwei Wege bieten sich da als Möglichkeiten dar. Der eine ist der phylogenetische, der sich an Weismanns ursprüngliche Erklärung

anschließt und auch von Woltereck beschritten wird. Er erklärt die Tendenz als den ererbten cyklischen Rhythmus, der von den Vorfahren der Tiere als Anpassung an die Lebensverhältnisse durch natürliche Zuchtwahl erworben wurde. Daß die Erklärung sehr befriedigend sei, besonders wenn man sie auf die Analogie im Verhalten späterer Generationen und Bruten anwenden will, kann sicher nicht gesagt werden, sie bedeutet vielmehr einen Verzicht auf ein weiteres Eindringen. Eine zweite Erklärungsweise kann der phylogenetischen als physiologische gegenübergestellt werden. Sie sucht die Ursache der mit den Generationen und Bruten wachsenden Sexualität in physiologisch bedingten Veränderungen innerhalb der Geschlechtszellen. Wie man diese sich vorstellen will, ist natürlich ein weiterer Punkt, der zu erforschen ist. Wenn Hertwig sie in einer Verschiebung des Massenverhältnisses von Kern und Plasma gegeben sieht, so bedeutet das ja auch nur den morphologischen Ausdruck für einen physiologischen Vorgang. Es ist jedenfalls bemerkenswert, daß, physiologisch betrachtet, hier ein Punkt ist, zu dem so manche Tatsachen konvergieren: Für die Entscheidung der Sexualität der Daphnien ist das Alter der Würfe und der Generationen bedeutungsvoll, überreife Eier der Frösche geben Männchen, alternde diöcische Pflanzen bilden Blüten des anderen Geschlechts, alte Hennen nehmen männliche Charaktere an, parasitär geschädigte Krebse bilden Eier im Hoden, immer und immer wieder berichten Züchter davon, daß alte Böcke usw. nur Nachkommen eines Geschlechts erzeugten. Sollte hier nicht ein einheitliches physiologisches Prinzip im Spiel sein? Dem modernen Geist der Forschung entspricht es dabei am meisten, an Vorgänge chemisch-physiologischer Natur zu denken, deren Verknüpfung mit der Änderung morphologischer Prozesse so schön in Weinlands Entdeckung sichtbar ist, daß der Zeitpunkt der Insektenmetamorphose zusammenfällt mit einem Übergang von einem Ammoniak- zu einem Harnsäurestoffwechsel. Andeutungen in dieser Richtung sind vielleicht aus einem Befund Papanikolaus zu entnehmen, daß nämlich die Eier der Moina annähernd parallel der steigenden Tendenz zur Sexualität einen Wechsel in der Färbung der Dotterkügelchen durchmachen. Doch sind wir damit zunächst an der Grenze der Tatsachenforschung angelangt.

Wir sagten bereits früher, daß sich im großen Ganzen die Ergebnisse, die über den Generationswechsel der Aphiden und Rädertiere erzielt wurden, in gleicher Richtung bewegen; wir können ihre Besprechung daher kurz fassen. Bei den Rotatorien ist das klassische Versuchsobjekt Hydatina senta, deren Lebenscyklus auch aus einem Wechsel parthenogenetischer und befruchtungsbedürftiger Individuen besteht. Erstere legen Sommereier, letztere hartschalige Dauereier. Der Unterschied gegenüber den Daphniden besteht im wesentlichen darin, daß die befruchtungsbedürftigen Weibchen die gleichen Tiere sind, die die Männchen produzieren. Ein und dasselbe Weibchen bildet entweder nur Weibcheneier oder Männcheneier. Die Männcheneier sind aber eine Sorte von Eiern, die nach den übereinstimmenden Resultaten von Maupas, Lauterborn, Whitney, Shull, unbefruchtet nur Männchen liefern, wenn das Weibchen rechtzeitig befruchtet ist, aber Wintereier ergeben, aus denen dann wieder nur Weibchen schlüpfen. Die beiden Arten von Weibchen, die man Weibchengebärer und Männchengebärer nennt, sind also die parthenogenetischen und die sexuellen Tiere, welch letztere je nach der Nichtbefruchtung oder Befruchtung Männchen oder weibliche Dauereier liefern. Wie bei der Biene geben also befruchtete Eier (von den sexuellen Männchengebärern erzeugt) nur Weibchen, unbefruchtete aber bei den rein parthenogenetischen Müttern (den Weibchengebärern) nur Weibchen, bei den sexuellen Müttern (den Männchengebärern) nur Männchen. Die Frage nach der Ursache des Übergangs von der parthenogenetischen zur zweigeschlechtigen Fortpflanzung ist also hier identisch mit der Frage nach dem Auftreten der Männchengebärer.

Auch hier stehen sich zwei Anschauungen gegenüber: die, daß ausschließlich innere Ursachen, ein ererbter Cyklus maßgebend seien (Lauterborn, Whitney), und die, daß Einwirkung äußerer Bedingungen eine beliebige Verschiebung hervorruft (Maupas, Nussbaum). Während Maupas die Temperatur verantwortlich macht, läßt Nussbaum hingegen nur die Nahrungsmenge gelten. Jedenfalls sind beide überzeugt, und Maupas vor allem gibt zahlreiche Versuche dafür an, daß man durch die Wirkung von Außenfaktoren ein und dasselbe Weibchen veranlassen kann, bald Eier zu legen, aus denen

sich Weibchengebärer, ausschließlich oder fast ausschließlich, entwickeln, bald aber Eier, die Männchengebärer liefern. Im Prinzip zum gleichen Schluß kommt auch der letzte Untersucher Shull, nur daß er Nahrung und Temperatur ausschließlich als indirekte Faktoren gelten läßt, als direkte dagegen unbekannte im Wasser gelöste Substanzen annimmt, die gemeinsam mit inneren Faktoren wirken, sie paralysierend oder mehr oder weniger beeinflussend. Alles in allem hat es also den Anschein, als ob auch hier bei den Rotatorien unbekannte innere im Wettstreit mit äußeren Faktoren die Cyklen bedingen. Mehr anhangsweise sei wenigstens kurz erwähnt, daß von seiten Punnetts der Versuch gemacht wurde, die Grundlagen einer mendelistischen Interpretation des Cyklus zu finden, indem er glaubte, bestimmte „Geschlechtslinien" von Weibchen isolieren zu können, die ausschließlich eine bestimmte Art von Eiern produzieren, parthenogenetisch-weibliche, geschlechtlich-männliche und gemischte Linien. Kein anderer Beobachter konnte aber solches bestätigen; Shull konnte sogar Tiere von verschiedenen Fundorten (reine Linien) von typisch verschiedener Sexualität, gemessen nach der Zahl der Männchengebärer durch äußere Faktoren zur Produktion jeder anderen Zahl bringen; es wird auch dadurch unwahrscheinlich, daß bei den Aphiden, deren Cyklus doch wohl im Prinzip ähnlich bedingt sein muß, das gleiche Weibchen die sämtlichen Eiarten produzieren kann.

Was schließlich den Generationenwechsel der Aphiden betrifft, so ist er wohl der komplizierteste von allen, vor allem auch dadurch, daß er einer Unzahl von speziellen Modifikationen unterworfen ist. Das prinzipielle Problem ist aber das gleiche wie bei Daphnien und Rotatorien. Es besteht ein Wechsel zwischen parthenogenetischen und geschlechtlichen Generationen und zwar können, wenn die Sexualitätsperiode beginnt, entweder ein und dieselben Weibchen parthenogenetisch Geschlechtsweibchen und Männchen erzeugen, oder aber es gibt getrennte Männchengebärer und Weibchengebärer; das befruchtete Ei ist wieder das Winterei. Diese einfachen Grundzüge des Cyklus werden nur dadurch kompliziert, daß die parthenogenetischen Generationen in verschiedenen typischen Formen auftreten, daß sie verschiedene Lebensweise führen, daß parthenogenetische und Geschlechtstiere auf ver-

schiedenen Futterpflanzen leben, Dinge, die biologisch und vor allem morphogenetisch von der größten Bedeutung sind. Trotz zahlreicher wichtiger Studien konnten aber bei den Aphiden die Ursachen des Übergangs von parthenogenetischer zu geschlechtlicher Fortpflanzung noch nicht so klargestellt werden, wie bei den Daphniden. Es steht aber einmal fest, daß für die Cyklen ebenso wie dort einmal ein unbekannter innerer Faktor in Betracht kommt. Sodann steht fest, daß äußere Ursachen den Cyklus zu beeinflussen vermögen und zwar ist es wieder Temperatur und Nahrung. Durch hohe Temperatur können manche Blattläuse in dauernder Parthenogenese erhalten werden; es scheint, daß Formen, die bei typischem Wechsel nicht auf die Futterpflanze der Geschlechtsgeneration übergehen, letztere auch nicht bilden, ferner scheint es, daß zur Zeit der Sexualitätsperiode, also in späteren parthenogenetischen Generationen, ebenso wie bei den Daphnien der Kampf zwischen inneren und äußeren Faktoren sich leichter zu gunsten der ersteren entscheidet. Bei vorsichtiger Wertung der vorliegenden Befunde scheint es somit, daß die Ursachen, die den Übergang von der parthenogenetischen zur zweigeschlechtigen Fortpflanzung bedingen, im wesentlichen die gleichen sein werden wie bei den Daphniden.

Wir haben bisher öfters von den äußeren Faktoren gesprochen, ohne uns auf weitere Erörterungen über ihr Wesen einzulassen. Gerade die Art dieser Faktoren hat aber bei der Diskussion des Geschlechtsproblems immer eine große Rolle gespielt. Die einen Autoren suchen stets die letzten Ursachen in Temperaturdifferenzen, wie Maupas für Rotatorien, Hertwig für alle von ihm studierten Objekte, andere Autoren glauben hingegen als wesentlichen Faktor die Ernährung, die Assimilationsenergie sehen zu müssen, auf die dann erst indirekt die Temperatur einwirken kann, wie Woltereck für die Daphniden, Nussbaum für alle von ihm studierten Objekte; wieder andere endlich sehen die eigentliche Ursache in chemischen Veränderungen des Mediums, hervorgerufen durch Anhäufung von Exkretprodukten der Tiere oder Zerfallsstoffe der Nahrung, wie es Langhans für die Daphnien und Shull für die Rotatorien will. Es ist wohl nicht nötig, in diese Diskussion einzutreten; es handelt sich ja in allen Fällen darum, daß im Organismus etwas

vorhanden ist, das auf Reize von Seiten der Außenfaktoren reagiert. Diese Reaktionsfähigkeit hat eine ganz bestimmte Richtung, nämlich zur Sexualität hin. Erinnern wir uns nun an die früher besprochenen Tatsachen über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Färbungsvariabilität der Schmetterlinge. Auch da sehen wir eine bestimmt gerichtete Variationsmöglichkeit z. B. vom Albinismus zum Melanismus; bei Anwendung äußerer Faktoren zeigte sich aber, daß von einer gewissen Intensität an jede Art von Reiz die gleiche Reaktion auslöste, die Reaktion war orthogenetisch, bestimmt gerichtet, nicht spezifisch nach der Reizart abgestuft. Es ist sehr wohl möglich, daß hier genau das gleiche vorliegt: die verschiedensten Arten von Reizen können genau den gleichen Effekt haben, der sich in der Richtung Parthenogenese—Sexualität bewegt, vorausgesetzt, daß sie die für jede Art von Bewirkung wohl quantitativ verschiedene Reizschwelle überschreiten.

Und damit können wir uns dem letzten Teil des Geschlechtsbestimmungsproblems zuwenden, der Frage der Beziehung von ungeschlechtlicher zu geschlechtlicher Fortpflanzung; denn hier, sollte man annehmen, muß sich das Wesen der Sexualität am klarsten erkennen lassen. Vor allem aber muß hier die letzte Wurzel der Gesamtfrage am ehesten berührt werden, die celluläre Grundlage, da ja eines der Objekte, die einen derartigen echten Generationswechsel zeigen, die Einzelligen sind. Die Infusorien unter ihnen und der Süßwasserpolyp Hydra sind denn auch auf tierischem Gebiet die Hauptobjekte aller Versuche, in den Gegenstand einzudringen, während im Pflanzenreich in erster Linie die Algen zu nennen sind. Hydra vermehrt sich bekanntlich durch Knospen, die, wenn genügend groß, sich ablösen und ihrerseits neue Individuen durch Knospung bilden, sodaß bei guter Ernährung leicht aus einem Ausgangstier in kurzer Zeit tausende von Individuen erhalten werden können. Von Zeit zu Zeit tritt aber eine Geschlechtsperiode ein, indem die Tiere Hoden oder Eier oder beides zur Ausbildung bringen. Der Übergang von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zur geschlechtlichen muß nun äußere oder innere Ursachen haben. Sämtliche darüber angestellten Untersuchungen, vor allem die von Nussbaum einerseits, R. Hertwig und seinen Schülern Krapfenbauer, Frischholz, Koch andererseits, führen zum Resultat, daß

äußere Faktoren die Geschlechtsbildung hervorrufen, nämlich nach Nussbaum die Ernährung, nach Hertwig die Temperatur. Im Experiment gelingt es durch längere Einwirkung von hoher oder niederer Temperatur (es verhalten sich darin die beiden wichtigsten Spezies verschieden) jederzeit die Bildung von Geschlechtstieren auszulösen, ebenso durch die entgegengesetzte Bewirkung dauernde ungeschlechtliche Vermehrung zu erhalten. Die betreffenden Tiere aber sind entweder monöcisch oder diöcisch, sodaß stets nur die eine Art von Gonaden auftritt oder die andere, oder beide zugleich; ein und dasselbe Tier kann bei der monöcischen Form in mehreren Geschlechtsperioden hintereinander die gleichen Gonaden ausbilden. Es geht daraus hervor, daß die Lösung des Problems nicht die Frage der zweigeschlechtlichen Differenzierung betrifft, wie die bisher besprochenen Tatsachen. Es liegt vielmehr ein neues Problem vor, die Frage, was die Bildung von Geschlechtszellen verursacht, und welches die Beziehungen zwischen Wachstum (das ist ja das Wesen der ungeschlechtlichen Vermehrung) und Geschlecht sind. Das bedeutungsvolle Problem liegt aber mehr außerhalb des eigentlichen Rahmens der Vererbungswissenschaft, es gehört der Zellphysiologie an. Und das gilt in gleichen Maße ebenso von den Untersuchungen an Algen, für die die für die Fortpflanzungsprozesse als Reiz wirkenden Außenfaktoren von Klebs so eingehend analysiert wurden, wie auch von den Untersuchungen über die Geschlechtsperioden der Infusorien, die ebenfalls vor allem von R. Hertwig und seiner Schule ausgeführt wurden. Auch hier dreht sich die Diskussion in der Hauptsache um die Wirkung der inneren Faktoren zellphysiologischer Natur oder der Außenfaktoren wie Nahrung, Temperatur, Exkretstoffe. Es steht fest, daß die ungeschlechtliche Vermehrung der Infusorien durch Teilung nach einiger Zeit unter normalen Bedingungen zu einem Absinken der Teilungsfähigkeit führt, einer Depression (Calkins), die nach Hertwig durch Veränderung der Kernplasmarelation bedingt ist, und die dann zum Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung, der Konjugation führt. Es kann diese Depression aber auch durch einen inneren Autoregulationsvorgang, ferner durch Einführung von Reizen, und endlich durch äußerst wechselnde Kulturbedingungen überwunden werden. Auf solche Weise erhielt Woodruff Paramaecien

mehr als 2000 Generationen lang über fast 4 Jahre hinweg in dauernder ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Es ist klar, daß solche Studien für die Erkenntnis des Wesens der Geschlechtlichkeit überhaupt von größter Bedeutung sind, besonders wenn sie wie hier das Problem direkt an seiner zellphysiologischen Wurzel anfassen. Da aber auch die Zweigeschlechtigkeit schon hier auf der niedersten Stufe des Organismenreichs auftritt, wird vielleicht auch einmal das Geschlechtsbestimmungsproblem von da aus seine Lösung erfahren. Doch dazu liegen bisher nur die ersten Ansätze vor.

Literaturverzeichnis.

Das folgende Literaturverzeichnis erhebt keinerlei Anspruch auf Vollständigkeit. Es enthält aber wohl alle wichtigeren Arbeiten, wie solche, von denen aus die weitere Literatur gefunden werden kann. Die mit * bezeichneten Werke enthalten zusammenfassende Darstellungen, ausführliche Literaturverzeichnisse oder beides.

* Ackermann, A., Tierbastarde, Zusammenstellung der bisherigen Beobachtungen. Abhandlungen und Berichte des Vereines für Naturkunde in Kassel. I. Wirbellose. **40**. 1896/1897. II. Wirbeltiere. **43**. 1897/1898.

Adler, H., Über den Generationswechsel der Eichengallen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. **35**. 1881.

Allen, J. A., The influence of physical conditions in the genesis of species. The Radical Review 1877.

Allen, G. M., The heredity of coat colour in mice. Proc. Americ. Acad. Arts. Sci. **40**. 1904.

Amma, K., Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. Arch. f. Zellf. **6**. 1911.

Arenander, E. O., Eine Mutation bei der Fjellrasse (Kularasse). Jahrb. f. wissensch. u. prakt. Tierzucht. **3**. 1908.

Artom, C., Ricerche sperimentali sul modo di riprodursi dell' Artemia salina Lin. di Cagliari. Biol. Centralbl. **26**. 1906.

Babák, E., Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre. Arch. f. Entwm. **21**. 1906.

*Bachmetjew, P., Experimentelle Entomologische Studien. 2. Bd. Einfluß der äußeren Faktoren auf Insekten. Sophia 1907.

von Baehr, W. B., Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von Aphis saliceti. Arch. f. Zellf. **3**. 1909.

Balbiani, M., Le Phylloxera du Chêne et le Phylloxera de la Vigne, études d'entomologie agricole. 1884. Mém. de l'Acad. des Sci.. **27**. 1884

Balbiani, G., Mémoire sur la génération des Aphides. Ann. Sci. Nat. **11. 14. 15**. 1869—1872.

Ballowitz, E., Über hyperdaktyle Familien und die Vererbung der Vielfingerigkeit des Menschen. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie. **1**. 1904.

Baltzer, F., Die Chromosomen von Stronglylocentrotus lividus und Echinus microtuberculatus. Arch. f. Zellf. **2**. 1909.

Baltzer, F., Über die Beziehungen zwischen dem Chromatin und der Entwickelung und Vererbungsrichtung bei Echinodermenbastarden. Arch. f. Zellf. **5.** 1910.

Barfurth, D., Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdaktylie bei Hühnern. I. Der Einfluß der Mutter. Arch. f. Entwm. **26.** 1908.

—, Experimentelle Untersuchung über die Vererbung der Hyperdaktylie bei Hühnern. 2. Mitteilung: Der Einfluß des Vaters. Arch. f. Entwm. **27.** 1909.

Barrington, A. L. and K. Pearson, On inheritance of Coatcolour in the Greyhound. Biometrika. **3.** 1904.

—, On the inheritance of Coatcolour in cattle. Part I. Shorthorn crosses and Pure Shorthorns. Biometrika. **4.** 1905/1906.

*Bateson, W., Materials for the Study of Variation. London 1894.

*—, The progress of genetics. Progress. Rei Botan. **1.** 1907.

*—, Mendel's Principles of Heredity. Cambridge University Press, März 1909; 2nd Impression August 1909.

— und Mitarbeiter. Reports to the Evolution Committee of the R. Soc. **1—5.** 1902—1909.

Bateson, W., and R. P. Gregory, On the inheritance of Heterostylism in Primula. Proc. Roy. Soc. **66.** 1905.

Baur, E., Unters. über die Erblichkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von Antirrhinum majus. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **25.** 1907. S. auch Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre. **1.** 1908.

*—, Einige Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre. Beihefte zur Med. Klinik. **4.** 1908.

—, Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der Varietates albomarginatae hort. von Pelargonium zonale. Zeitschr. f. ind. Abst.- und Vererbungsl. **50.** 1909.

—, Pfropfbastarde. Biolog. Centralbl. **30.** 1910.

—, Pfropfbastarde, Periklinalchimären und Hyperchimären. Ber. d. D. B. G. **27.** 1910.

—, Untersuchung über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei Melandrium, Antirrhinum u. Aquilegia. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **4.** 1910.

—, Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit Antirrhinum majus. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **3.** 1910.

*Bayer, Heinr., Befruchtung und Geschlechtsbildung. Straßburg 1904.

Beard, J., The determination of Sex in animal development. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat. **16.** 1902.

Beauchamp, Paul de, Sur l'existence et les conditions de la parthénogénèse chez Dinophilus. C. R. Acad. Sc. 1910.

Beebe, C. W., Geographic variations in Birds, with Special Reference to the Effects of Humidity. Zoologica. New York Zool. Soc. **1.** 1907.

Behring, F., Übertragung der Immunität gegen Diphtherie. Zeitschr. f. Hygiene. **4.** 1889.

Bejerinck, M. W., Über die Entstehung von Knospen und Knospenvarianten bei Cytisus Adami. Bot. Ztg. 1901.

—, Beobachtung über die Entstehung von Cytisus purpureus aus Cytisus Adami. Ber. d. D. B. G. **26.** 1908.

Biffen, R. H., Mendel's laws of Inheritance and Wheat breeding. Journ. Agric. Sci. **1.** Cambridge 1905.

—, The Hybridisation of Barleys. Ibid. **2.** 1907.

Blakeslee, A. F., Zygospore Germinations in the Mucorineae. Ann. Mycol. **4.** 1906.

—, Differentiation of Sex in Thallus, Gametophyte and Sporophyte. Bot. Gaz. **42.** 1906.

—, The biological Significance and Control of Sex. Science. N. S. **25.** 1907.

Blaringhem, L., Mutation et Traumatismes. Bull. scientifique de la France et de la Belgique. Paris 1907.

—, Production d'une variété nouvelle d'épinards, Spinacia oleracea var. polygama. C. R. Acad. sc. Paris. **147.** 1908.

—, Sur une forme nouvelle de Nigelle, Nigella damascaena polycephala, obtenue après une mutilation. C. R. Ac. Sci. Paris. **150.** 1910.

— et P. Viguier, Une nouvelle espèce des Bourses à Pasteur, Capsella Viguieri Blar., née par mutation. C. R. Ac. Sci. Paris. **150.** 1910.

Blochmann, N. F., Über die regelmäßigen Wanderungen der Blattläuse, speziell über den Generationszyklus von Chermes abietis L. Biol. Centralbl. **9.** 1889.

—, Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb. **15.** 1889.

Bonhote, J. L., Hybrid Ducks bred and exhibited. Report 3^{d} Int. conference on Genetics. 1906.

—, Some Notes on the Hybridising of Ducks. Proceedings of 4th Int. Ornithological congress. 1905.

—, On Hybrid Ducks. Proceed. Zool. Soc. London 1909.

Bonizzi, P., Intorno all' ibridismo del Colombo domestico colla tortora domestica. Communicaz. Atti della Società Veneto-Trentina di scienze naturali. 1875.

Bordage, E., Recherches expérimentales sur les mutations évolutives de certains Crustacés de la famille des Atyidés. C. R. Ac. Sci. Paris. **157.** 1908.

—, Mutation et régénération hypotypique chez certains Atyidés. Bull. scient. de la France et de la Belgique. **43.** 1909.

—, A propos de l'hérédité des caractères acquis. Bull. scient. de la France et de la Belgique. **44.** 1909.

Boring, A. M., A small chromosome in Ascaris megalocephala. Arch. f. Zellf. **4.** 1909.

Born, G., Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anurenarten. Pflügers Arch. **32.** 1883.

—, Biologische Untersuchungen. II. Weitere Beiträge zur Bastardierung zwischen den einheimischen Anuren. Arch. f. mikrosk. Anatomie. **27.** 1886.

—, Die künstliche Vereinigung lebender Teilstücke von Amphibienlarven. Jahresbericht d. Schles. Gesellsch. f. vaterländ. Kultur (Mediz. Sektion). Breslau 1894.

—, Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entwm. **4.** 1897.

Bos Ritzema, Zur Frage der Vererbung von Traumatismen. Biol. Centralbl. **11.** 1891.

Bouin, P., et P. Ancel, Recherches sur la structure et la signification de la glande interstitielle dans le testicule normal et ectopique du cheval. Arch. Zool. expér. S. 4. T. 2. 1904.

Boveri, Th., Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung. Arch. f. Entwm. **2.** 1896.

—, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1889.

—, Die Entwicklung von Ascaris megalocephala usw. Festschr. f. Kupffer. 1899.

—, Über den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. Arch. f. Entwm. **16.** 1903.

*—, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.

—, Noch ein Wort über Seeigelbastarde. Arch. f. Entwm. **16.** 1904.

—, Zellenstudien. **5.** Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena 1905.

—, Zellenstudien. **6.** Jena 1907.

—, Über die Beziehung des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitz. Phys. Med. Ges. Würzburg. Dez. 1908.

—, Über »Geschlechtschromosomen« bei Nematoden. Arch. f. Zellf. **4.** 1909.

—, Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Verh. Phys. med. Ges. Würzburg 1911.

Bresca, G., Experimentelle Untersuchungen über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen. Arch. f. Entwm. d. Org. **29.** 1910.

Brocadello (Mme), Il sesso nelle uova. Bull. mensile di Bachicoltura. Padova 1896.

Brockmeier, H., Über Bastarde von Helix nemoralis und Helix hortensis. Tagebl. 61. Vers. deutscher Naturforscher. Köln. **48.** 1889.

*Brooks, W. K., The Law of heredity. Baltimore 1883.

*—, The Foundation of Zoology. New York and London 1899.

Brown-Séquard, Nouvelles Recherches sur l'épilepsie. Arch. de Physiologie Norm. et Pathol. 1869.

—, Faits nouveaux établissant l'extrême fréquence de la transmission par l'hérédité d'états organiques morbides produits accidentellement chez les descendents. Compt. Rend. Paris 1882.

Buchner, P., Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren. Arch. f. Zellf. **3.** 1909.

—, Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten usw. Festschr. f. R. Hertwig. **1.** 1910.

Buder, J., Studien an Laburnum Adami. Ber. d. D. B. G. **28.** 1910.

*—, Pfropfbastarde und Chimären. Zeitschr. f. allgem. Physiologie. **11.** 1910.

Bugnion, E., Récherches sur le développement post-embryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'Encyrtus fuscicollis. Recueil Zool. Suisse. **5.** 1892.

—, La Polyembryonie et le déterminisme sexuel. Societas entomologica. Zürich 1906.

*—, Les cellules sexuelles et la détermination du sexe. Bull. soc. Vaud. Sc. nat. **66.** 1910.

Bumpus, H. C., The Variations and Mutations of the Introduced Sparrow. Biol. Lect. Woods Holl. 1897.

—, The Variations and Mutations of the Introduced Littorina. Zool. Bull. **1.** 1898.

—, The elimination of the unfit illustrated by the introduced sparrow. Biological Lectures Marine Biological Lab. Woods. Holl. 1896/1897. Boston 1898.

*Buttel-Reepen, v., Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. 1904.

Buzaringues, Girou de, Observations sur les rapports de la Mère et du Père avec les produits, relativement au sexe et à la ressemblance. Annales des Sciences naturelles. 1825.

Castle, W. E., The heredity of Sex. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 1903.

—, The Laws of Heredity of Galton and Mendel and some laws governing race-improvement by selection. Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. **39.** 1903.

—, Heredity of Coat Characters in Guinea Pigs and Rabbits. Carnegie Institution Publications. Nr. 23. 1905.

—, The Origin of a polydactylous race of Guinea-Pigs. Carnegie Institution Publications. **49.** 1906.

—, Color varieties of the Rabbit and of other Rodents; their origin and Inheritance. Science. N. S. **26.** 1907.

—, The Production and Fixation of New Breeds. Proc. Amer. Breeders Association. **3.** 1907.

Castle, W. E., On a case of Reversion induced by cross-breeding and its Fixation. Science. N. S. **25.** 1907.
—, A Mendelian view of sex heredity. Science. N. S. **29.** 1909.
—, The effect of selection upon Mendelian characters manifested in one sex only. Jour. Exp. Zool. **8.** 1910.
— in collab. with Walter, Mullenix and Cobb, Studies of Inheritance in Rabbits. Carnegie Institution Publications. Washington, **114.** 1909.
Castle, F. W., A. H. Carpenter, S. O. Clark, Mast and W. M. Barrows, The effects of Inbreeding, Cross-Breeding and Selection upon the Fertility and Variability of Drosophila. Proc. Amer. Acad. Arts Sci. **41.** 1906.
Castle, W. E. and A. Forbes, Heredity of Hair-Length in Guineapigs and its Bearing on the Theory of Pure gametes. Carnegie Institution Publications, **49.** 1906.
Chauvin, Marie v., Über die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein Amblystoma. Zeitschr. f. wiss. Zool. **25.** Suppl. 1875.
—, Über die Verwandlung des mexikanischen Axolotl in das Amblystoma. Das. **27.** 1876.
—, Über die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotl. das. 1884.
—, Über das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra. Das. **29.** 1877.
Child, C. M., Studies on the Relation between Amitosis and Mitosis. I., II. Biol. Bull. **12.** 1907.
—, Studies on the Relation between Amitosis and Mitosis. III., IV., V. Biol. Bull. **13.** 1907.
Cholodkowsky, N., Neue Versuche über künstliche Variationen von Vanessa urticae. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie. **1.** 1905.
Cieslar, A., Die Erblichkeit des Zuwachsvermögens bei Waldbäumen. Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen. 1895.
*Cohn, L., Die willkürliche Bestimmung des Geschlechts. Die bisherigen Forschungen einschließlich der Schenkschen Theorie kritisch beleuchtet. Würzburg 1898.
Conklin, E. G., Organ-Forming Substances in the Eggs of Ascidians. Biol. Bull. **8.** 1905.
*Cope, E. D., The primary Factors of Organic Evolution. Chicago 1896.
Correns, C., Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1899.
—, G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1900.
—, Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiöcischen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **26a.** 1908.
—, Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. **14.** 1908.
—, Über Levkojenbastarde. Zur Kenntnis der Grenzen der Mendelschen Regeln. Bot. Centralbl. **84.** 1900.

Correns, C., Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. Bibl. Bot. Original-Abh. a. d. Gesamtgebiete d. Bot. **53.** 1901.

—, Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1901.

—, Über den Modus und den Zeitpunkt der Spaltung der Anlagen bei den Bastarden vom Erbsentypus. Bot. Ztg. 1902.

—, Über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. Erste Mitteilung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1902.

—, Neue Untersuchung auf dem Gebiet der Bastardierungslehre. Bot. Ztg. 1903.

—, Über die dominierenden Merkmale der Bastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1903.

—, Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale und der Mosaikbildung der Bastarde. Ibid. 1903.

—, Experimentelle Untersuchungen über die Gynodiözie. Ibid. 1904.

—, Ein typisch spaltender Bastard zwischen einer einjährigen und einer zweijährigen Sippe des Hyoscyamus niger. Ibid. 1904.

—, Zur Kenntnis der scheinbar neuen Merkmale der Bastarde. 2. Mitteilung über Bastardierungsversuche mit Mirabilis-Sippen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **23.** 1905.

—, Weitere Untersuchungen über die Gynodiözie. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **23.** 1905.

—, Gregor Mendels Briefe an Carl Nägeli. Abh. d. K. S. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl. **29.** 3. Leipzig 1905.

—, Ein Vererbungsversuch mit Dimorphatheca pluvialis. Das Keimen der beiderlei Früchte der D. pluvialis. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1906.

—, Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Jahrb. Wiss. Bot. **44.** 1907.

—, Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes. Leipzig; 1907.

—, Die Vererbung der Geschlechtsformen bei den gynodiözischen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **24.** 1906.

—, Die Rolle der männlichen Keimzellen bei der Geschlechtsbestimmung der gynodiözischen Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **26a.** 1908.

—, Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflußbarkeit. Jahrb. f. Wiss. Bot. **45.** 1908.

—, Vererbungsversuche mit blaß(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei Mirabilis Jalapa, Urtica pilulifera und Lunaria annua. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **1.** 1909.

—, Der Übergang aus dem homozygotischen in einen heterozygotischen Zustand im selben Individuum bei buntblättrigen und gestreiftblühenden Mirabilis-Sippen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **28.** 1910.

Coutagne, G., Recherches expérim. sur l'Hérédité chez les vers à soie. Thèse. Fac. Sc. Paris 1902.

Crampton, H. E. jun., Experimental and Statistical Studies upon Lepidoptera. I. Variation and Elimination in Philosamia cynthia. Biometrika. **3.** 1904.

*Cuénot, L., L'influence du milieu sur les Animaux, in der Encyclopédie scientifique des Aide-Mémoire. Masson. Paris 1888.

*—, Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. Scient. France et de la Belgique. **32.** 1899.

—, La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. Arch. Zool. exp. et gen. Notes et Revue. *1re* note. (3) **10.** 1902. *2me* note. (4) **1.** 1903. *3me* note. (4) **2.** 1904. *4me* note. (4) **3.** 1905. *5me* note. (4) **6.** 1906.

—, La distribution des sexes dans les pontes de pigeons. C. R. Acad. sc. **131.** 1900.

—, Y a-t-il une relation entre le sexe et la taille des œufs chez les Lépidoptères? Arch. de Zool. exp. 1904.

—, La prétendue relation entre la taille des œufs et le sexe chez le ver à soie. C. R. Soc. Biol. **1.** 1905.

—, Les mâles d'abeilles proviennent-ils toujours d'œufs parthénogénétiques? Bull. Scient. de la France et de la Belgique. **43.** 1909.

Cunningham, J. T., The heredity of secondary sexual characters in relation to hormones, a theory of the heredity of somatogenic characters. Arch. f. Entwm. **26.** 1908.

Darbishire, A. D., Note on the Results of Crossing Japanese Waltzing Mice with European Albino Races. Biometrika. **2** u. **3.** 1902.

—, On the supposed Antagonism of Mendelian to Biometric Theories of Heredity. Manchester Mem. **49.** 1905.

—, On the Difference between Physiological and Statistical Laws of Heredity. Ibid. **1.**

—, On the Result of Crossing Round with Wrinkled Peas, with especial Reference to their Starch Grains. Proc. Roy. Soc. **80.** B. 1908.

—, An Experimental Estimation of the Theory of Ancestral Contributions in Heredity. Proc. Roy. Soc. Lond. **81.** 1909.

Darling, Ch. A., Sex in doecious plants. Bull. Torr. Bot. Club. **36.** 1909.

Darwin, Ch., Entstehung der Arten. 1859. Deutsch von Carus.. 1876.

—, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. 1878.

—, Two Essays written in 1842 and 1844. Herausgeg. 1909 von Francis Darwin als »Foundations of the Origin of Species«. Deutsche Übersetzung: Die Fundamente zu Charles Darwins Entstehung der Arten. Leipzig 1910.

—, Werke. Deutsch von Carus.

*Davenport, C. B., Statistical Methods with Special Reference to Biological Variation. New York and London 1899.

—, Inheritance in Poultry. Publ. Carnegie Inst., **52.** 1907.

—, Determination of Dominance in Mendelian Inheritance. Proc. Amer. Phil. Soc. **47.** 1908.

Davenport, C. B., Inheritance in Canaries. Carnegie Institution Publication. Washington, **95.** 1908.

—, Inheritance of characteristics in domestic Fowl. Ibid. **121.** 1909.

—, The imperfection of dominance and some of its consequences. Amer. Naturalist. **44.** 1910.

—, Dr. Galloways "Canary breeding". Biometrika. **7.** 1910.

—, Variability of Land-snails (Cerion) etc. New York Acad. Sc. Sect. Biol. 1910.

Davenport, C. and J. Blankinship, A Precise Criterion of Species. Science. **7.** 1898.

Davenport, C. B. and G. C. Davenport, Heredity of Eye-Colour in Man. Sci., N. S. **26.** 1907.

—, Heredity of Skin pigment in Man. Amer. Naturalist. **44.** 1910.

*Delage, Yves, L'Hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale. Paris 1903.

—, Les vrais facteurs de la parthénogenèse expérimentale. Élevage des larves parthénogénétiques jusqu'à la forme parfaite. Arch. de Zool. expér. **4.** 1908.

—, Le sexe chez les oursins issus de parthénogenèse expérimentale. C. R. Paris **148.** 1909.

Delbœuf. J., Les Mathématiques et le Transformisme. Une Loi Mathématique applicable à la Théorie du Transformisme. Revue Scientifique. **6.** 1877.

Delcourt, A., Sur l'apparition brusque et l'hérédité d'une variation chez Drosophila confusa. C. R. Société Biologie. Paris. **66.** 1909.

—, Recherches sur la variabilité du genre Notonecta. Contribution à l'étude de la notion d'espèce. Bull. scient. de la France et de la Belgique. **43.** 1909.

*Detto, C., Die Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904.

Dickel, F., Der gegenwärtige Standpunkt meiner Entwicklungstheorie der Honigbiene. Nat. Wochenschr. **16.** 1901.

—, Die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung im Bienenstaat. Pflügers Arch. **95.** 1903.

—, Weitere Beiträge zur Frage nach der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Zool. Anz. **34.** 1909.

Dixey, F. A., Mr. Merrifields Experiments in Temperature-Variation as Bearing on the Theory of Heredity. Trans. Entomol. Soc. London 1894.

Doncaster, L., On the early development of unfertilized eggs in the sawfly, Nematus ribesii. Proc. Cambridge Phil. Soc. 1904.

—, On the Inheritance of Tortoise shell and Related Colours in Cats. Proc. Cambridge Phil. Soc. **13.** 1904.

—, On the Inheritance of Coat Colour in Rats. Proc. Cambridge Phil. Soc. **13.** 1905.

Doncaster, L., On the Maturation of the unfertilized egg, and the fate of the polar bodies in the Tenthredinidae (Saw-flies). Quart. Journ. Micros. Sci. **49.** 1906.

*—, Recent work on the determination of sex. Science Progress 1909.

—, Gametogenesis of the Gall-Fly Neuroterus lenticularis (Spathegaster baccarum). Proc. Roy. Soc. London B. **82.** 1910..

Doncaster, L. and G. H. Raynor, Breeding Experiments with Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London 1906.

—, Sex Inheritance in the moth Abraxas grossulariata and its var. lacticolor. Rep. Evol. Ctee. **4.** 1908.

Dorfmeister, G., Über Arten und Varietäten der Schmetterlinge. Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereines für Steiermark. 1863/1864.

—, Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperioden angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Ebenda. 1864.

—, Über den Einfluß der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. Mitteil. d. Naturwissensch. Vereines f. Steiermark. 1879. Graz 1880.

Driesch, H., Über Seeigelbastarde. Arch. f. Entwm. **16.** 1903.

Drinkwater, H., An account of a Brachydactylous Family. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. **28.** 1908.

Düsing, C., Die Faktoren, welche die Sexualität entscheiden. Inaug.-Diss. Jena 1883.

*—, Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. **17.** 1884.

—, Die experimentelle Prüfung der Theorie von der Regulierung des Geschlechtsverhältnisses. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. **19.** 1886.

—, Das Geschlechtsverhältnis der Geburten in Preußen. Berlin 1890.

*Duncker, G., Die Methode der Variations-Statistik. Arch. f. Entwm. **8.** 1899.

—, Symmetrie und Assymmetrie bei bilateralen Tieren. Arch. f. Entwm. **17.** 1904.

—, Syngnathiden-Studien. I. Variation und Modifikation bei Siphonostoma typhle L. Mitt. aus d. Naturhist. Mus. Hamburg. **25.** 1908.

Dungern, E. v., Die Ursachen der Spezifität bei der Befruchtung. Zentralbl. f. Phys. **13.** 1901.

—, Neue Versuche zur Physiologie der Befruchtung. Zeitschr. f. allgem. Phys. **1.** 1902.

Durham, F. M., A preliminary Account of the Inheritance of coatcolour in Mice. Reports to the Evolution committee of the Royal Society. **4.** 1908.

—, Note on Melanins. Jour. Physiol. **35.** 1907.

—, and Dorothea C. E. Marryat, Note on the Inheritance of Sex in Canaries. Reports to the Evolution Committee. **4.** 1908.

Dzierzon, J., Noch etwas über die Befruchtung der Königin. Eichst. Bienenzeitung. **1.** 1845.
—, Bestimmung und Bestimmungslosigkeit der Drohnen. Ibid. **2.** 1846.
—, Theorie und Praxis des neuen Bienenfreundes. Brieg 1848.
East, E. M., The Transmission of variations in the Potato in asexual reproduction. (Contrib. from the Laboratory of Genetics Bussey Institution of Harvard University, Nr. 3). 1909/10.
Edwards, C. L., The sex-determining chromosomes in Ascaris. Science. N. S. **31.** 1910.
Ehrlich, P., Über Immunität durch Vererbung und Säugung. Zeitschr. f. Hygiene u. Infektionskrankheiten. **12.** 1892.
—, Experimentelle Untersuchungen über Immunität. Deutsch. Mediz. Wochenschr. **17.** 1891.
—, Chemotherapeutische Trypanosomenstudien. Berl. Klin. Wochenschr. 1907. S. auch Münchner Mediz. Wochenschr. 1909.
*Eimer, Th., Die Entstehung der Arten. I. Teil. Jena 1888.
*—, II. Teil: Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig 1897.
—, Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Jena 1889.
*Emery, C., La determinazione del sesso dal punto di vista biologico. Attualita scientifiche. Bologna 1904.
—, Considerazioni intorno alla regola del Dzierzon sulla determinazione del sesso nelle Api. Rendic. R. Acad. Bologna 1910.
Engelmann, Th. W., Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderungen bei Oscillatorien. Nach Versuchen von Herrn N. Gaidukov. Arch. f. Anat. und Physiol. 1903.
Engler, A., Rutaceae. Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. **3.**
Enriques, P., Die Konjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. 2. Abt. Wiederkonjugante und Hemisexe bei Chilodon. Arch. f. Protistenkunde. **12.** 1908.
Ewart, J. C., The Penycuik Experiments. A. & C. Black. London 1899.
—, Guide to the Zebra Hybrids, on exhibition . . . together with a description of Zebras, Hybrids, Telegony. 1900.
Farabee, W. C., Inheritance of Digital Malformations in Man. Papers of Peabody Mus. of Amer. Arch. and Ethn. Harvard Univ. **3.** 1905.
*Fick, R., Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastard-Regeln. Erg. d. Anat. u. Entw.-Gesch. **16.** 1907.
Field, W., A Contribution to the Study of Individual Variation in the Wings of Lepidoptera. Proc. Amer. Acad. Arts and Science. **33.** 1898.
Fischel, A., Über Bastardierungsversuche bei Echinodermen. Arch. f. Entwm. **22.** 1906.
Fischer, E., Transmutation der Schmetterlinge infolge der Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogenese der Vanessen. 1895.

Fischer, E.,, Neue experimentelle Untersuchungen und Betrachtungen über das Wesen und die Ursachen der Aberrationen in der Faltergruppe Vanessa. 1896.

—, Beiträge zur experimentellen Lepidopterologie. Illustr. Wochenschr. f. Entomologie. 1898.

—, Lepidopterologische Experimentalforschungen. Illustr. Zeitschr. f. Entomologie. 1900.

—, Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeitschr. f. Entomologie. 1901.

—, Zur Physiologie der Aberrationen- und Varietätenbildung der Schmetterlinge. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie. **4.** 1907.

*Focke, W. O., Die Pflanzenmischlinge. Berlin 1881.

Frings, C., Experimente mit erniedrigter Temperatur im Jahre 1897. Societas entomologica. **13.** 1898.

—, Experimente mit erniedrigter Temperatur im Jahre 1898. Ibid. **14.** 1899.

—, Experimente mit erniedrigter Temperatur im Jahre 1899. **15.** 1900.

—, Temperaturversuche im Jahre 1900. Ibid. **16.** 1901.

—, Bericht über Temperaturexperimente im Jahre 1901. Ibid. **17.** 1902.

—, Temperaturversuche im Jahre 1902. Ibid. **18.** 1903.

—, Bericht über meine Temperaturversuche in den Jahren 1903 bis 1904. Ibid. **19.** 1905.

—, Bericht über Temperaturexperimente in den Jahren 1905 bis 1907. Ibid. **23.** 1908.

Frischholz, E., Zur Biologie von Hydra. Biol. Zentralbl. **29.** 1909.

*Fruwirth, C., Allgem. Züchtungslehre der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. 1909.

—, Spaltungen bei Folgen von Bastardierung und von spontaner Variabilität. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. 1909.

—, Die Entwickelung der Auslesevorgänge bei den landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Progressus rei botanicae. **3.** 2. Jena 1909.

Gage, S. H. und S. P., Sudan III deposited in the egg and transmitted to the Chick. Science. **28.** 1908.

Gaidukov, N., Über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarineen. Abh. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss zu Berlin. 1902.

Galloway, A. R., Canary Breeding. A Partial Analysis of Records from 1891 till 1909. Biometrica. **7.** 1909.

—, Canary Breeding. A rejoinder to C. W. Davenport. Biometrica. **7.** 1910.

Gärtner, C. F., Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreiche. Stuttgart 1849.

Galton, F., Hereditary Genius: an Inquiry into its Laws and Consequences. Macmillan, London 1869.

—, Pedigree Moth-Breeding, as a mean of verifying Certain Important Constants in the General Theory of Heredity. Trans. Entimol. Soc. London 1887.

Galton, F., Natural Inheritance. London, Macmillan, 1889.
—, The Average Contribution of each Several Ancestor to the Total Heritage of the Offspring. Proc. Roy. Soc. London. **61.** 1897.
—, A Diagram of Heredity. Nature. **57.** 1898.
Gates, R. R., Pollen Development in Hybrids of Oenothera lata and O. Lamarckiana and its relation to Mutation. Bot. Gaz. 1907.
—, Hybridization and germ-cells of Oenothera mutans. Ibid. 1907.
—, Chromosomes of Oenothera. Science, N. S. **27.**
—, A Litter of Hybrid Dogs. Science. **29.** 1909.
—, The behaviour of chromosomes in Oenothera lata and O. gigas. Bot. Gaz. **48.** 1909.
—, The material basis of Mendelian phenomena. Amer. Naturalist. **44.** 1910.
*Geddes, P. and J. A. Thomson, The Evolution of Sex. Revised ed. Walter Scott, London. 1st ed. 1889, 2nd ed. 1901.
Ghigi, A., Sulla dissociazione dei caratteri specifici negli ibridi complessi di alcuni ucelli. Rendic. Accad. Lincei. **17.** 1908.
Giard, A., Sur la castration parasitaire chez l'Eupagurus Bernhardus et chez la Gebia stellata. C. R. **104.** 1887.
—, Sur certains cas de dédoublement des courbes de Galton etc. C. R. Paris. **118.** 1894.
—, Comment la castration agit-elle sur les Charactères sexuels secondaires? Compt. Rend. Soc. Biol. **56.** 1904.
Giglio-Tos, E., Della partenogenesi e della spermatogenesi nell' ape. Anat. Anz. **26.** 1905.
Godlewski, E. jun., Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. f. Entwm. **20.** 1906.
*—, Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Heft 9 der Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik von Roux. 1909.
Godron, D. A., De l'hybridité dans les végétaux. Nancy 1844.
Goebel, K., Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1885.
—, Organographie der Pflanzen. Jena 1898.
—, Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. Festrede. Verlag der Akademie München. 1898.
*—, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig 1908.
—, Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Zentralbl. **30.** 1910.
Goldschmidt, R., Die Chromidien der Protozoen. Arch. f. Protistenk. **5.** 1904.
—, Das Problem der Geschlechtsbestimmung. Die Umschau. 1910.
—, Akzessorisches Chromosom und Geschlechtsbestimmung. Arch. f. Zellf. **6.** 1910.
Goodale, H. G., Sex and its relation to the barring Factor in Poultry. Science (N. S.). **29.** 1909.

*Gregoire, V., Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité Mendélienne. Ann. Soc. Roy. Zool. et Malacol. Belgique. **42.** 1907.

*—, Les cinèses de maturation dans les deux règnes, l'unité essentielle du processus méiotique. La cellule. **26.** 1910.

Griesheim, Über die Zahlenverhältnisse der Geschlechter bei Rana fusca. Arch. f. d. ges. Phys. **26.** 1881.

Guaita, G. von, Versuche mit Kreuzungen von verschiedenen Rassen der Hausmaus. Ber. Naturf. Ges. Freiburg. **10. 11.** 1898. 1900.

Gulick, A., Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden. Arch. f. Zellf. **6.** 1911.

Guthrie, C. C., Further Results of Transplantation of Ovaries in Chickens. Journ. of exp. Zool. **5.** 1908.

Guyer, M. F., Spermatogenesis of normal and hybrid Pigeons. Chicago 1900.

—, Atavism in Guinea-chicken Hybrids. Journ. of exp. Zool. **7.** 1909.

Haacke, W., Die Gesetze der Rassenmischung und die Konstitution des Keimplasmas. Arch. f. Entwm. **21.** 1906.

Haecker, V., Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. **37.** 1902.

—, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Festschrift für Weismann. Zool. Jahrb. Suppl. **7.** 1904.

—, Über Mendelsche Vererbung bei Axolotln. Zool. Anz. **31.** 1907.

*—, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Spengels Erg. u. Fortschr. d. Zool. 1907.

—, Über Axolotlkreuzungen. II. Mitt. (zur Kenntnis des partiellen Albinismus). Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1908.

—, Die Radiolarien in der Variations- und Artbildungslehre. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **1.** 1909.

—, Vererbungs- und variationstheoretische Einzelfragen. II. Über die Temperaturaberrationen der Schmetterlinge und deren Erblichkeit. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **4.** 1910.

Hagedoorn, A. L., On the Purely Motherly Character of the Hybrids Produced from the Eggs of Strongylocentrotus. Arch. f. Entwm. **27.** 1909.

—, Mendelian Inheritance of Sex. Arch. f. Entwm. **28.** 1909.

Hanel, Elise, Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von Hydra grisea. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. **43.** 1907.

Hansen, Chr., Neue Untersuchungen über die Sporenbildung bei Saccharomyceten. Zentralbl. f. Bakt. **5.** 1899.

—, Oberhefe und Unterhefe. Studien über Variation und Erblichkeit. II. Mitt. Zentralbl. f. Bakt. u. Paras. II. Abt. **18.** 1907.

*Harrison, R. G., Embryonic Transplantation and development of the nervous system. Anat. Record. **2.** 1908.

Hase, A., Über die deutschen Süßwasserpolypen usw. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **6.** 1909.

Hatschek, B., Hypothese der organischen Vererbung. Leipzig, Engelmann, 1905.

Heape, W., Preliminary note on the transplantation and growth of the mammalian ova within an uterine foster mother. Proc. Roy. Soc. London. **48.** 1890. 1891.

—, The artificial insemination of Mammals and subsequent possible fertilization of their ova. Proc. Roy. Soc. London. **61.** 1897.

Hefferan, M., Variation in the teeth of Nereis. Biol. Bull. **2.** 1900

Hegner, R. W., Effects of removing the germcell-determinants etc. Biol. Bull. **16.** 1908.

*Heider, K., Vererbung und Chromosomen. Vortrag. Versamml. d. Naturforscher u. Ärzte. Jena 1906.

Heilbronn, A., Apogamie, Bastardierung und Erblichkeitsverhältnisse bei einigen Farnen. Flora. **101.** 1910.

Heincke, F., Naturgeschichte des Herings. Abh. d. Deutsch. Seefischereivereins. 1897—98.

Henking, H., Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris apterus Zeitschr. f. wiss. Zool. **50.** 1891.

—, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten I., II., III. Zeitschr. f. wiss. Zool. **49. 51. 54.** 1890—92.

*Henneberg, Wodurch wird das Geschlechtsverhältnis beim Menschen und den höheren Tieren beeinflußt? Erg. d. Anat. u. Entw. **7.** 1897.

*Hensen, Physiologie der Zeugung. Hermanns Handb. **6.** 1881.

*Herbst, C., Formative Reize. Leipzig 1901.

—, Vererbungsstudien. I—III. Arch. f. Entwm. **21.** 1906.

—, Vererbungsstudien. IV. Das Beherrschen des Hervortretens der mütterlichen Charaktere (Kombination von Parthenogenese und Befruchtung). **22.** 1906.

—, Vererbungsstudien. V. Auf der Suche nach der Ursache der größeren oder geringeren Ähnlichkeit der Nachkommen mit einem der beiden Eltern. Arch. f. Entwm. **24.** 1907.

—, Vererbungsstudien. VI. Die zytologischen Grundlagen der Verschiebung der Vererbungsrichtung nach der mütterlichen Seite. I. Mitt. Arch. f. Entwm. **27.** 1909.

Hering, E., Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organischen Materie. 1870.

*Hertwig, O., Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre. 1909.

*—, Allgemeine Biologie. 3. umgearb. u. erweiterte Aufl. Jena 1909.

Hertwig, O. u. R., Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. 1885.

Hertwig, R., Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschrift für Gegenbaur. 1896.

—, Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München 1900.

Hertwig, R., Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Ibid. 1902. 1903.

—, Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Zentralbl. 1903.

—, Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von Hydra fusca. Biol. Zentralbl. **26.** 1906.

—, Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1905.

—, Weitere Untersuchungen über das Sexualitätsproblem. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1907.

*Himmelbaur, W., Der gegenwärtige Stand der Pfropfhybridenfrage. Mitt. d. Naturw. Ver. Univ. Wien. **8.** 1910.

Houssay, Fr., Variations expérimentales. Études sur six générations de poules carnivores. Arch. de zool. expér. et gen. Ser. 4. **6.** 1907.

Hurst, C. C., Notes on some experiments in Hybridisation and Cross-Breeding. Journ. R. Hort. Soc. **24.** 1900.

—, Experiments in the Heredity of Peas. Ibid. **28.** 1904.

—, Experiments with Poultry. Rep. Evol. Committee Roy. Soc. 1905.

—, On the Inheritance of Coat-Colour in Horses. Proc. Roy. Soc. 1906.

—, On the Inheritance of Eye-Colour in Man. Proc. Roy. Soc. 1908.

Janczewski, E. de, Monographie des Grosseillers Ribes L., Génève. Mémoires couronnés du prix de Candolle par la Société de Physique et d'Hist. natur. de Génève. 1907.

Jennings, H. S., Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. J. exp. Z. V. **1.** 1908.

—, desgl. II. Proceedings of the American Philosophical Society. **47.** 1908.

—, Heredity and Variation in the simplest Organism. Americ. Naturalist. **43.** 1909.

—, What Conditions induce conjugation in Paramaecium. Journ. Exp. Zool. **9.** 1910.

—, Experimental evidence on the effectiveness of selection. Americ. Naturalist **44.** 1910.

— und Hargitt, G. T., Characteristics of the diverse races of Paramaecium. Journ. of Morph. V. **21.** 1911.

*Jensen, P., Organische Zweckmäßigkeit, Entwicklung und Vererbung vom Standpunkte der Physiologie. Jena 1907.

Joest E., Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entwm. **5.** 1897.

Johannsen, W., Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena 1903.

—, Über Knospenmutation bei Phaseolus. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungsl. **1.** 1908.

*—, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena 1909.

Jordan, D. S. and V. L. Kellogg, The scientific aspects of Luther Burbanks work. San Francisco 1909.

*Jordan, H. S., Recent literature touching the question of sex determination. Amer. Naturalist. **44.** 1910.

Issakowitsch, A., Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Biol. Zentralbl. **25.** 1905.

—, Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Arch. f. Mikrosk., Anatomie u. Entwicklungsgesch. **69.**

—, Es besteht eine zyklische Fortpflanzung bei den Cladoceren, aber nicht im Sinne Weismanns. Biol. Zentralbl. **28.**

Iwanoff, E. J., Untersuchungen über die Ursache der Unfruchtbarkeit von Zebroiden (Hybriden von Pferden und Zebra). Biol. Zentralbl. **25.** 1905.

—, De la fécondation artificielle chez les mammifères. Arch. Sc. Biol. **12.** 1907.

—, Zur Frage der Fruchtbarkeit der Hybriden des Hauspferds. Biol. Zentralbl. **31.** 1911.

Kahle, W., Die Pädogenese der Cecidomyiden. Zoologica, **55.** 1908.

Kammerer, P., Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa. Arch. f. Entwm. **17.** 1904.

—, Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans) und Laubfrosch (Hyla arborea). Arch. f. Entwm. **22.** 1906.

—, Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. und II. Mitt.: Die Nachkommen der spätgeborenen Salamandra maculosa und der frühgeborenen Salamandra atra. Arch. f. Entwm. **25.** 1907.

—, Bastardierung von Flußbarsch (Perca fluviatilis L.) und Kaulbarsch (Acerina cernua L.). Arch. f. Entwm. **23.** 1907.

—, Experimentell erzielte Übereinstimmungen zwischen Tier- und Bodenfarbe. Verh. d. Zool.-Bot. Ges. Wien. **58.** 1908.

—, Vererbung erzwungener Farb- und Fortpflanzungsveränderungen bei Amphibien. Vortrag. 81. Versamml. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. Salzburg 1909.

—, Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. III. Mitt.: Die Nachkommen der nicht brutpflegenden Alytes obstetricans. Arch. f. Entwm. **28.** 1909.

—, Vererbung erzwungener Farbveränderungen. I. u. II. Mitt.: Induktion von weiblichem Dimorphismus bei Lacerta muralis, von männlichem Dimorphismus bei Lacerta fiumana. Arch. f. Entwm. 1910.

—, Die Wirkung äußerer Lebensbedingungen auf die organische Variation im Lichte der experimentellen Morphologie. Arch. f. Entwm. **30.** 1910.

*—, Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften durch planmäßige Züchtung. 12. Flugschrift d. Deutsch. Ges. f. Züchtungskunde 1910.

Kammerer, P., Mendelsche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften. Verh. d. Naturf. Ver. Brünn. **49.** 1910.

Kapterew, P., Experimentaluntersuchungen über die Frage vom Einflusse der Dunkelheit auf die Gefühlsorgane der Daphnien. Biol. Zentralbl. 1910.

*Keilhack, Zur Biologie des Polyphemus pediculus. Zool. Anz. **30.**

Kellogg, V. L., Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters. Journ. of exp. Zool. **1.** 1904.

—, Inheritance in Silkworms, I. Leland-Standford Junior University Publications. University Series. **1.** 1908.

Kennel, J., Über eine stummelschwänzige Hauskatze und ihre Nachkommenschaft. Zool. Jahrb., Abt. Syst. **15.** 1901.

De Kerhervé, De l'apparition provoquée des ephippies chez les Daphnies (Daphnia magna). Mém. soc. zool. Fr. **5. 8.** 1892—95.

*Kerner, A. v., Das Pflanzenleben. Wien u. Leipzig 1891.

King, Helen Dean, Temperature as a factor in the determination of sex in amphibians. Biol. Bull. **18.** 1910.

Klebs, G., Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

—, Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl. **24.** 1904.

—, Über künstliche Metamorphosen. Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle. **25.** 1906.

—, Studien über Variationen. Arch. f. Entwm. **24.** 1907.

—, Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum. Sitzungsber. d. Heidelb. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl. 1909.

Knox, Alice A., Induction, development and heritability of fasciation. Carnegie Institution of Washington. **98.** 1908.

Koch, W., Über die Geschlechtsbildung und den Gonochorimus von Hydra fusca. Biol. Zentralbl. **31.** 1911.

Kölreuter, J. G., Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. 1761.

Kopeć, St., Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. Bull. Acad. Sc. Cracovie Cl. Sc. Math. et Natur. 1908.

Korschelt, E., Die Gattung Dinophilus und der bei ihr auftretende Geschlechtsdimorphismus. Zool. Jahrb. **2.** 1887.

*—, Regeneration und Transplantation. 1907.

—, Beeinflussung der Komponenten bei Transplantation. Mediz. Naturw. Arch. **1.** 1908.

*Korschinsky, Heterogenesis und Evolution. Flora. **89.** 1901.

Krapfenbauer, E., Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von Hydra. Inaug.-Dissertation. München 1908.

Krätzschmar, H., Über den Polymorphismus von Anuraea aculeata. Intern. Revue Hydrobiol. **1.** 1908.

Kühn, J., Fruchtbarkeit der Bastarde von Schakal und Haushund. Biol. Zentralbl. **7.** 1888.

Kühn, C., Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren. Arch. f. Zellf. **1.** 1908.

Kükenthal, W., Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien. Jena 1897.

Künkel, K., Zuchtversuche mit linksgewundenen Weinbergschnecken (Helix pomatia). Zool. Anz. **26.** 1903.

Kupelwieser, H., Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma. Arch. f. Entwm. **27.** 1909.

Kuschakewitsch, S., Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Festschrift f. R. Hertwig. **2.** 1910.

Kuttner, Olga, Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie. **2.** 1909.

Kysela, Beitrag zur Kenntnis der Deilephila-Hybriden. Mitt. d. Entomol. Ver. Polyxena, Wien. **2.** 1908.

Lamarck, J. B. A. de, Philosophie Zoologique. 1809.

Lang, A., Kleine biologische Beobachtungen über die Weinbergschnecke (Helix pomatia L.). Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich. **41.** 1896.

—, Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. Festschrift f. Haeckel. Jena 1904.

—, Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Vortrag. 3. tbs. Verh. d. Schweiz. Naturforsch. Ges. Luzern 1906.

—, Über die Bastarde von Helix hortensis Müller und Helix nemoralis L. (Mit Beiträgen von Boßhard, Hesse und Kleiner). Festschrift d Universität Jena. 1908.

*—, Über Vererbungsversuche. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. auf d. 19. Jahresvers. zu Frankfurt 1909.

—, Die Erblichkeitsverhältnisse der Ohrenlänge der Kaninchen nach Castle und das Problem der intermediären Vererbung und Bildung konstanter Bastardrassen. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **4.** 1910.

—, Über alternative Vererbung bei Hunden. Ibid. **3.** 1910.

Langhans, V. H., Über experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1909.

Lauterborn, Über die zyklische Fortpflanzung limnetischer Rotatorien. Biol. Zentralbl. **18.** 1898.

—, Der Formenkreis von Anuraea cochlearis I u. II. Verh. d. Naturhist. mediz. Ver. Heidelberg. N. F. **6—7.** 1901. 1902—04.

Lehmann, E., Über Zwischenrassen in der Veronica-Gruppe agrestis. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **2.** 1909.

Leche, W., Ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Zentralbl. **22.** 1902.

*Lenhossek, M. v., Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903.

Lewis, Th. and Denis Embleton, Split-Hand and Split-Foot Deformities, their Types, Origin and Transmission. Biometrica. **6.** 1908.

Lidfors, D., Studier öfver Artbildningen inom släktet Rubus. II. Arkiv för Botanik. 1907.

Linden, Gfn. M. v., Versuche über den Einfluß äußerer Verhältnisse auf die Gestaltung der Schmetterlinge. Illustr. Zeitschr. f. Entomologie. **4.** 1899.

—, Die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie. Biol. Zentralbl. **24.** 1904.

*Lock, R. H., Recent progress in the study of Variation, Heredity and Evolution. London, Murray, 1906; 2. Aufl. 1909.

—, Studies in Plant breeding in the tropics. Ann. R. Bot. Garden Peradenyia. 1904—06.

Loeb, J., Über die Befruchtung von Seeigeleiern durch Seesternsamen. Pflügers Arch. **199.** 1903.

—, Über die Natur der Bastardlarve zwischen dem Echinodermenei (Strongylocentrotus franciscanus) und Molluskensamen (Chlorostoma funebrale). Arch. f. Entwm. **26.** 1908.

—, Redman, W. King, A. Moore, Über Dominanzerscheinungen bei den hybriden Pluteen des Seeigels. Arch. f. Entwm. **29.** 1910.

Loisel, G., Les phénomènes de sécrétion dans les glandes génitales. Journ. de l'anatomie. 1904/05.

—, Le problème du déterminisme sexuel et la procréation des sexes. Revues des idées. 1904/05.

—, Etudes expérimentales de l'influence du père dans l'hérédité chez le lapin. Compt. Rend. Soc. de Biol. **68.** 1910.

*Lotsy, J. P., Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage. Jena 1906.

Ludwig, F., Variationsstatistische Probleme und Materialien. Biometrica. 1901.

Lutz, F. E., The variation and correlation of the taxonomic characters of Gryllus. Carnegie Institution Publications. Washington. **101.** 1908.

Mc Clendon, J. F., On the effect of external conditions on the reproduction of Daphnia. Amer. Nat. **44.** 1910.

Mac Clung, C. E., The accessory Chromosome Sex-Determinant? Biol. Bull. **3.** 1902.

Mac Cracken, J., A Study of the Inheritance of Dichromatism in Lina lapponica. Journ. of exp. Zool. **2.** 1905.

Mac Cracken, J., Inheritance of Dichromatism in Lina and Gastroidea. Journ. of exp. Zool. **3.** 1906.

—, Occurence of a Sport in Melasoma (Lina) scripta and its Behavior in Heredity. Journ. of exp. Zool. **4.** 1907.

—, Heredity of the Race-Characters Univoltinism and Bivoltinism in the Silkworm (Bombyx mori). A case of Non-Mendelian Inheritance. Journ. of exp. Zool. **7.** 1909.

Mac Curdy, H. and W. E. Castle, Selection and Cross-breeding in Relation to the Inheritance of Coat-pigments and Coat-patterns in Rats and Guinea-pigs. Carnegie Institution Publications. Washington, Mai 1907.

Mac Dougal, D. T., Mutants and Hybrids of the Oenotheras. Carnegie Institution Publications. Washington, 1905.

—, Mutations, Variations and Relationships of Oenothera. Carnegie Institution Publications. Washington **81.** 1907.

Macfarlane, M., A comparison of the minute structure of plant hybrids with that of their parents and its bearing on biological problems. Trans. of the R. Soc. of Edinbourgh. **37.** 1895.

Mac Leod, J., Over de veranderlijkheid van het aantal randbloemen en het aantal schijfbloemen bij de Korenbloem (Centaurea cyanus) en over correlatieverschijnselen. Bot. Jaarboek. **12.** 1907.

Marchal, E., Les Cécidomyes des céréales et leurs parasites. Ann. Soc. Entom. de France. **66.** 1897.

—, Recherches sur la Biologie et le Développement des Hymenoptères parasites. Arch. Zool. Exp. et Gen. 1904.

Marchal, E. and E., Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. Ac. R. Belgique. Classe Sciences. 1907.

Maupas, M., Sur la multiplication et la fécondation de l'Hydatina senta Ehr. C. R. Ac. Sc. Paris. **111.** 1890.

—, Sur la fécondation de l'Hydatina senta Ehr. C. R. Ac. Sc. Paris. **111.** 1890.

—, Sur le déterminisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. C. R. Ac. Sc. Paris. **113.** 1891.

—, Modes et formes de reproduction des nematodes. Arch. Zool. Exp. et Gen. 1900.

Meijere, J. C. H. de, Über Jacobsons Züchtungsversuche betreffend den Polymorphismus von Papilio memnon L. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **3.** 1910.

—, Über getrennte Vererbung der Geschlechter. (Vorl. Mitt.) Biol. Zentralbl. **30.** 1910.

Meisenheimer, J., Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. I. Beitrag: Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. Jena 1909.

Mendel, G., Versuche über Pflanzenhybriden. Ostwalds Klassiker der exakt. Wissensch. Leipzig 1901.

Merrifield, F., Temperature experiments on Lepidoptera. Proc. Entom. Soc. London 1889.

—, Systematic temperature experiments on some Lepidoptera in all their stages. Trans. Ent. Soc. London 1890.

—, The effects of temperature in the pupal stage on the colouring of Pieris napi, Vanessa atalanta, Chrysophanus phloeas and Ephyra punctaria. Trans. Ent. Soc. London 1893.

—, Experiments in Temperature-Variation on Lepidoptera, and their bearing on theories of Heredity. Proc. Ent. Soc. London 1894.

Meves, Fr., Die Spermatozytenteilungen bei der Honigbiene. Arch. f. mikr. Anat. **70.** 1907.

Millardet, A., Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux. 1894.

Moenkhaus, W. J., The development of Hybrids between Fundulus heteroclitus and Menidia notata with especial Reference to the Behavior of the maternal and paternal Chromatin. Amer. Journ. of Anatomy. **3.** 1904.

Montgomery, Th. jun., Organic variation as a criterion of development. Journ. Morph. **12.** 1896.

—, Some Observations and Considerations upon the Maturation Phenomena of Germ Cells. Biol. Bull. **6.** 1904.

—, Chromosomes in the spermatogenesis of Hemiptera and Heteroptera. Trans. Amer. Phil. Soc. N. S. **21.** 1906.

—, The sex ratio and cocooning habits of an Aranead. Journ. exp. Zool. **5.** 1908.

Mordwilko, A., Über den Ursprung der Erscheinung von Zwischenwirten bei den tierischen Parasiten. Biol. Zentralbl. **29.** 1909.

*Morgan, L., Habit and Instinct. London 1896 (Instinkt und Gewohnheit. Leipzig und Berlin 1909).

Morgan, Th. H., Regeneration of tissue composed of parts of two species. Biol. Bull. **1.** 1899.

—, Further Experiments of the regeneration of tissue of parts of two species. Biol. Bull. **2.** 1900.

—, An alternative interpretation of the origin of Gynandromorphous Insects. Science. **21.** 1905.

—, Are the Germ-Cells of Mendelian Hybrids "Pure"? Biol. Zentralbl. **26.** 1906.

—, The Male and Female Eggs of Phylloxerans of the Hickories. Biol. Bull. **10.** 1906.

—, The cause of Gynandromorphism in Insects. Amer. Nat. **41.** 1907.

*—, Experimental Zoology. New York, The Macmillan Company, 1907. Deutsch von Rhumbler. 1909.

—, Breeding experiments with rats. The Amer. Nat. **43.** 1909.

—, Recent experiments on the Inheritance of Coat-Colours in Mice. Amer. Nat. **43.** 1909.

Morgan, Th. H., Breedin gexperiments with Rats. Amer. Nat. **43.** 1909.
—, A Biological and Cytological Study of Sex Determination in Phyllóxerans and Aphids. J. of Exp. Zool. **7.** 1909.
—, Sex limited inheritance in Drosophila. Science, N. S. **32.** 1910.
*—, Chromosomes and Heredity. Amer. Nat. **44.** 1910.
—, Cross and Self-Fertilization in Ciana intestinalis. Arch. f. Entwm. **30.** 1910.
*Morgenroth, J., Die Vererbungsfrage in der Immunitätslehre. In Kolle-Wassermanns: Handbuch der pathogenen Mikroorganismen. Jena 1904.
Mudge, G. P., A pedigree of human hybrids. Segregation of European skin colour in a quadroon fraternity. Mendel Journ. **1.** 1909.
—, On some features in the Hereditary Transmission of the Selfblack and the "Irish" Coat Characters in Rats. Paper I. Proc Roy. Soc. London 1908.
—, On some features in the Hereditary Transmission of the Albino Character and the Black Piebald Coat in Rats. Proc. Roy. Soc. London 1908.
Nägeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.
*Němec, B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin 1910.
Nettleship, E., On heredity in the various forms of Cataract. Rep. Roy. Lond. Ophth. Hosp. **16.** 1905.
—, A history of congenital stationary night-blindness in nine consecutive generations. Ophth. Soc. Trans. **27.** 1907.
Newcomb, A statistical inquiry into the probability of causes of sex in human offspring. Carnegie Institution Publications. Washington **11.** 1904.
Newman, H. H., The process of Heredity as exhibited by the Development of Fundulus Hybrids. Journ. exp. Zool. 1908.
—, Further studies in the process of heredity in fundulus hybrids. I. The influence of spermatozoon on the rate and character of early cleavage. Journ. Exp. Zool. **8.** 1910.
— and J. T. Patterson, The development of the nine-banded armadillo etc. Journ. Morphol. **21.** 1910.
Nilsson-Ehle, H., On lifstyper och individuell variation. Botan. Notiser 1907.
—, Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Act. Univers. Lund 1909.
Noll, F., Die Propfbastarde von Bronvaux. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn. 1905.
—, Neue Beobachtungen an Laburnum Adami Poit. Ebenda. 1907.
Noorduyn, C. L. W., Die Erblichkeit der Farben bei Kanarienvögeln. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. 1908.
Nußbaum, M., Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. Mikr. Anat. 1880.

Nußbaum, M., Zur Parthenogenese bei den Schmetterlingen. Arch. f. Mikr. Anat. **53.** 1899.
—, Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. Mikr. Anat. **49.** 1899.
—, Geschlechtsentwicklung bei Polypen. Verh. Nat. Ver. Bonn, Med. Sekt. 1893.
—, Die Vererbung erworbener Eigenschaften. Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Nat.- u. Heilk. zu Bonn. 1903.
—, Mutationserscheinungen bei Tieren. Bonn 1906.
—, Über Geschlechtsbildung bei Polypen. Arch. f. d. ges. Physiologie. 1909.
Obersteiner, H., Zur Frage der hereditären Übertragbarkeit akquirierter pathologischer Zustände. Neurol. Zentralbl. 1900.
Odhner, T., Zur Anatomie der Didymozoen. Zool. Stud. till. Prof. Tullberg. Upsala 1907.
Osborn, H. F., Are acquired Characters inherited? Amer. Nat. 1891.
Ostenfeld, C. H., Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung Hieracium. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **22.** 1904.
—, Castration and Hybridisation Experiments with some species of Hieracia. Bot. Tidsk. **27.** 1906.
—, Further studies on the Apogamy and Hybridization of the Hieracia. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **3.** 1910.
Ostwald, Wolfg., Experimentelle Untersuchungen über den Saisonpolymorphismus bei Daphniden. Arch. f. Entwm. **18.** 1904.
Oudemans, J. Th., Falter aus kastrierten Raupen. Zool. Jahrb. Abt. Syst. **12.** 1899.
Pantel, J. et R. de Sinéty, Sur l'apparition de mâles et d'hermaphrodites dans les pontes parthénogénétiques des Phasmes. C. R. de l'Acad. de Sc. 1908.
Papanicolau, G., Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden. Biol. Zentralbl. **30.** 1910.
Pauly, A., Darwinismus und Lamarckismus. 1905.
Payne, F., Some new types of chromosome distribution and their relation to sex. Biol. Bull. **16.** 1909.
—, Forty-nine Generations in the Dark. Biol. Bull. **18.** 1910.
Pearl, R., Variation in Chilomonas under Favourable and Unfavourable Conditions. Biometrica. **5.** 1906—07.
—, Biometrical studies on man. I. Variation and correlation in brain-weight. Biometrica. **4.** 1906.
—, A biometrical study of Conjugation in Paramecium. Ibid. **5.** 1907.
— and F. J. Dunbar, Some Results on a Study of Variation in Paramecium. Ann. Rep. Michigan Acad. Sc. **7.** 1905.
— and F. M. Surface, A Biometrical Study of Egg Production in the Domestic Fowl. I. Variation in Annual Egg Production. M. S. Department of Agriculture, Bureau of Animal Industry. 1909.

Pearl, R. and F. M. Surface, Is there a cumulative effect of Selection? Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **2.** 1909.

— —, Studies on Hybrid Poultry. Maine Agricult. Exp. Station. Pap fr. the Biol. Labor. **21.** 1910.

— —, On the Inheritance of the barred color pattern in poultry. Arch. f. Entwm. **30.** 1910.

Pearl, R., assisted by O. M. Pepper and F. J. Hagle, Variation and differentiation in Ceratophyllum. Carnegie Institution Publications, Washington. **58.** 1907.

Pearson, K., The Chances of Death and other Studies in Evolution. London 1897.

—, Mathematical Contributions to the Theory of Evolution. On the Law of Ancestral Heredity. Proc. Roy. Soc. London. **62.** 1898.

*—, The Grammar of Science. 1900.

—, The Law of Ancestral Heredity. Appendix II: On Inheritance (Grandparent and Offspring) in Thoroughbred Racehorses, by Norman Blanchard. Appendix III: by Alice Lee. Biometrica. **2.** 1902—03.

—, On the Ancestral Gametic Correlations of a Mendelian Population mating at random. Proc. Roy. Soc. London. **81.** 1909.

—, Darwinism, biometry and some recent biology. I. Biometrica. **7.** 1910.

—, A. Lee and A. Wright, A cooperative study of Queens, drones, and workers in Vespa vulgaris. Biometrica. **5.** 1907.

Perez, J., Mémoires sur la ponte de l'abeille reine et la théorie de Dzierzon. Ann. Sc. Nat. Zool. **7.** 1878.

—, Des effets du parasitisme des Stylops sur les Apiaires du Genre Andrena. Act. Linn. Soc. Bordeaux. **3.** 1880.

Pergande, Th., The Life-History of Two Species of Plant Lice inhabiting both the Witch Hazel and the Birch. U. S. Dept. Agricult. 1901.

—, North American Phylloxerinae affecting Hickories (Carya) and Other Trees. Proc. Davenport Soc. Davenport, Jova. **9.** 1904.

Peter, K., Experimentelle Untersuchungen über individuelle Variation in der tierischen Entwicklung. Arch. f. Entwm. **27.** 1909.

Petrunkewitsch, A., Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. **14.** 1901.

—, Gedanken über Vererbung. Speyer und Kaerner 1904.

Pfeffer, W., Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. d. Math.-Phys. Kl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss. 1907.

—, Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen. Biol. Zentralbl. 1908.

Pflüger, E., Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Arch. f. d. ges. Phys. **29.** 1882.

Pflüger, E., Die Bastardzeugung bei den Batrachiern; Versuche der Befruchtung überreifer Eier; zur Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte. Arch. f. d. ges. Phys. **29.** 1882.

— und W. Smith, Untersuchungen über Bastardierung der anuren Batrachier und die Prinzipien der Zeugung. Arch. f. d. ges. Phys. **32.** 1883.

Pictet, A., Influence de l'alimentation sur la formation du sexe chez les Lépidoptères. Arch. d. Sc. phys. T. Mém. de la Soc. de Phys. 1905.

—, Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la Variation des Papillons. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. de Genève. **35.** 1905.

Plate, L., Die Variabilität und die Artbildung nach dem Prinzip geographischer Formenketten bei den Cerionlandschnecken der Bahamainseln. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **4.** 1907.

*—, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 1908.

—, Die Erbformeln der Farbenrassen von Mus musculus. Zool. Anz. **35.** 1910.

*—, Vererbungslehre und Deszendenztheorie. Festschrift f. R. Hertwig. Jena 1910.

Platner, G., Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biol. Zentralbl. **8.** 1888.

Poll, H. (und W. Tiefensee), Mischlingsstudien (II): Die Histologie der Keimdrüsen bei Mischlingen. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Fr. Berlin 1907.

—, desgl. III: System und Kreuzung. Ibid. 1908.

—, desgl. IV: Keimzellenbildung bei Mischlingen. Verh. d. Ant. Ges. 1910.

—, Zur Lehre von den sekundären Sexualcharakteren. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Fr. Berlin 1909.

Popoff, M., Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Festband f. R. Hertwig. Suppl. **1.** 1907.

Pott, C., Der Formalismus in der landwirtschaftlichen Tierzucht. Stuttgart 1899.

Potts, F. A., The Modification of the Sexual Characters of the Hermit Crab caused by the Parasite Peltogaster. Q. J. Micr. Sci. L. 1906.

*Poulton, E. B., The Colours of Animals. 1890.

*Pringsheim, H., Die Variabilität niederer Organismen. Eine Deszendenztheoretische Studie. 1910.

Prout, L. B. and A. Bacot, On the cross-breeding of two Races of the Moth Acidalia virgularia. Proc. Roy. Soc. London. **81.** 1909.

*Przibram, H., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Tiere. Leipzig u. Wien 1904.

—, Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme. Leipzig 1908.

—, Vererbungsversuche über asymmetrische Augenfarbe bei Angorakatzen. Arch. f. Entwm. **25.** 1908.

*Przibram, H., Versuche an Hitzeratten. Verh. d. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte, Versamml. Salzburg 1909.
—, Übertragungen erworbener Eigenschaften bei Säugetieren und Versuche mit Hitzeratten. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte, 81. Versamml. zu Salzburg 1910.
* —, Experimental-Zoologie. 3. Phylogenese inklusive Heredität. Leipzig u. Wien 1910.
*Punnett, R. C., Mendelism. Macmillan and Bowes, Cambridge 1905.
—, Sex-determination in Hydatina with some remarks on Parthenogenesis. Proc. Roy. Soc. 1906.
—, On the Alleged influence of Lecithin upon the determination of sex in rabbits. Proc. Cambr. Philos. Soc. **25.** 1909.
*—, Mendelismus. Ins Deutsche übertragen von W. von Proskowetz. Brünn 1910.
—, "Mimicry" in Ceylon butterflies, with a suggestion as to the nature of polymorphism. 1910.
Quetelet, Anthropométrie. Paris 1871.
Rabes, O., Über Transplantationsversuche an Lumbriciden. Biol. Zentralblatt. **21.** 1901.
Rauber, A., Der Überschuß an Knabengeburten und seine biologische Bedeutung. Année biol. 1899.
Reichenau, W. v., Die Züchtung des Nesselfalters (Vanessa urticae L.); ein Beweis für den direkten Einfluß des Klimas. 1882.
Reichenbach, H., Über Parthenogenese bei Ameisen etc. Biol. Zentralbl. **22.** 1902.
Rhumbler, L., Vererbung und chemische Grundlage der Zellmechanik. Verh. Intern. Zool. Kongr. Boston 1907.
*Riddle, O., Our knowledge of melanin color formation and its bearings on the Mendelian description of Heredity. Biol. Bull. **16.** 1909.
*—, Studies with Sudan III. in metabolism and inheritance. Journ. exp. Zool. **8.** 1910.
Rignano, E., Sur la transmissibilité des caractères acquis. Paris 1906. Deutsche Übersetzung Leipzig 1907.
Ritter, R., Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darms bei Chironomus. Zeitschr. f. wiss. Zool. **50.** 1890.
Roepke, M., Ergebnisse anatomischer Untersuchungen an Standfußschen Lepidopteren-Bastarden. Jenaische Zeitschr. **44.** 1908/09.
Rörig, A., Welche Beziehungen bestehen zwischen den Reproduktionsorganen der Cerviden und der Geweihbildung derselben? Arch. f. Entwm. **8.** 1899.
Romanes, G., Darwin and after Darwin. **2.** 1895.
Rosen, F., Über Bastarde zwischen elementaren Spezies der Erophila verna. (Vorl. Mitt.) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **28.** 1910.
Rosenberg, O., Das Verhalten der Chromosomen in einer Hybridenpflanze. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **21.** 1903.

Rosenberg, O., Über die Tetradenteilung eines Drosera-Bastardes. Ibid. **22.** 1904.

—, Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium. Bot. Tidsskrift. **28.** 1907.

—, Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia. Kungl. Svenska Vet. Ak. Handl. **43.** 1909.

Roux, W., Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Eine hypothetische Erörterung. 1895.

Russo, A., Studien über die Bestimmung des weiblichen Geschlechtes. Jena 1909.

Samter, M. und R. Heymons, Variationen bei Artemia salina Leach und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Abh. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. Anhang 1902.

Sarasin, P. u. F., Die Landmollusken von Celebes. Wiesbaden 1899.

Scharfenberg, U. v., Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von Daphnia magna. Intern. Rev. f. Hydrobiol. u. Hydrogr. **3.** Biol. Suppl. 2. 1910.

*Schaudinn, F., Die Befruchtung der Protozoen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1905.

Schenk, L., Lehrbuch der Geschlechtsbestimmung. Halle 1900.

Schepelmann, E., Über die gestaltende Wirkung verschiedener Ernährung auf die Organe der Gans, insbesondere über die funktionelle Anpassung an die Nahrung. Arch. f. Entwm. **21.** 1906.

—, Über die gestaltende Wirkung verschiedener Ernährung auf die Organe der Gans, inbesondere über die funktionelle Anpassung an die Nahrung. II. Teil. Arch. f. Entwm. **23.** 1907.

Schleip, W., Über die Chromatinverhältnisse bei Angiostomum nigrovenosum. Ber. d. naturf. Ges. Freiburg. **19.** 1911.

Schmankewitsch, W. J., Über das Verhältnis der Artemia salina zur A. mühlhausenii und dem Genus Branchipus. Zeitschr. f. wiss. Zool. **25.** 1875.

—, Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebenbedingungen auf die Organisation der Tiere. Ibid. **26.** 1877.

Schröder, Chr., Experimentelle Untersuchungen zur Vererbung von Charakteren im Larvenzustande. I. Tephroclystia vulgata. Allg. Zeitschr. f. Entomol. **6.** 1901.

—, Die Variabilität der Adalia bipunctata. Allg. Zeitschr. f. Entomol. **6.** 1901.

—, desgl. **7.** 1902.

—, Über experimentell erzielte Instinktvariationen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1903.

—, Die Zeichnungsvariabilität von Abraxas grossulariata. Allg. Zeitschr. f. Entomol. **8.** 1903.

Schübeler, F. C., Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiana 1873.

*Schultze, O., Zur Frage der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Arch. f. mikr. Anat. **63.** 1903.

Scott, W. B., On Variations and Mutations. Amer. Journ. of Sci. **43.** 1894.

Seeliger, O., Gibt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Arch. f. Entwm. 1895.

—, Bemerkungen über Bastardlarven der Seeigel. Arch. f. Entwm. **3.** 1896.

Semon, R., Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. 1904. (3. Aufl. 1909, 4. in Vorber.)

—, Über die Erblichkeit der Tagesperiode. Biol. Zentralbl. **25.** 1905.

—, Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Ein Beitrag zur Kritik der Keimplasmatheorie. Arch. f. Rassen- u. Geschlechtsbiol. 3. Aufl. 1909.

—, Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? Biol. Zentralbl. 1908.

—, Der Reizbegriff. Biol. Zentralbl. 1910.

*—, Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Fortschr. naturwiss. Forsch. **2.** 1910.

*Semper, K., Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. 2. Heft der internationalen wissenschaftlichen Bibliothek. Leipzig 1880.

*Settegast, H., Die Tierzucht. Breslau 1888.

Shull, G. H., Elementary Species and Hybrids of Bursa. Science, N. S. **25.** 1907.

—, A new Mendelian Ratio and several types of latency. Amer. Nat. **42.** 1908.

—, The presence and absence hypothesis. Amer. Nat. **43.** 1909.

—, A pure-line method in corn breeding. Rpt. Amer. Breeder's Assn. **9.** 1909.

—, Bursa bursa-pastoris and Bursa heegerii: Biotypes and Hybrids. 1909.

—, Inheritance of sex in Lychnis. Bot. Gazette. **49.** 1910.

Siebold, v., Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Leipzig, Engelmann, 1856.

Silvestri, F., Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parasiti I. Ann. R. Scuola Sup. Agr. Portici 6; 1906. **2.** 1908.

Simroth, H., Über einige Folgen des letzten Sommers für die Färbung von Tieren. Biol. Zentralbl. **25.**

Sitowski, L., Biologische Beobachtungen über Motten. Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie. 1905.

Smith, G., Rhizocephala, in Flora und Fauna des Golfes von Neapel. **29.** Monographie 1906.

—, Studies in the experimental analysis of sex (1—2). Quart. Journ. of Microsc. Science. **54.** 1910.

Sommer, M., Die Brown-Séquardsche Meerschweinschen-Epilepsie und ihre erbliche Übertragung auf die Nachkommen. Zieglers Beiträge z. path. Anatomie u. allg. Pathol. 1900.

*Sommer, R., Familienforschung und Vererbungslehre. 1907.
Spemann, H., Zum Problem der Korrelation in der tierischen Entwicklung. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1907.
Spillmann, W. J., Mendel's Law in Relation to Animal Breeding. Amer. Breeder's Association. Proceedings **1.** 1905.
—, Inheritance of Coat color in Swine. Science, N. S. **24.** 1906.
—, Color Inheritance in Mammals. Science, N. S. **25.** 1907.
—, Barring in Barred Plymouth Rocks; Poultry. **5.** 1909.
—, Mendelian phenomena without de Vriesian theory. Amer. Nat. **44.** 1910.
—, A Theory of Mendelian phenomena. Amer. Breeder's Magaz. **1.** 1910.
Standfuß, M., Weitere Mitteilungen über den Einfluß extremer Temperaturen auf Schmetterlingspuppen. Entomol. Zeitschr. 1895.
*—, Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge für Forscher und Sammler. 1896.
—, Experimentelle zoologische Studien. Neue Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die ges. Naturwissenschaft. **36.** 1898.
—, Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28jähriger Experimente. Insektenbörse. 1902.
—, Jüngste Ergebnisse aus der Kreuzung verschiedener Arten und der Paarung zweier Lokalrassen derselben Art. Mitt. d. Schweiz. Entomol. Ges. 1907.
—, Einige Ergebnisse aus Zuchtexperimenten mit Lepidopteren-Mutationen (Aglia tau). Études de Lepidopterologie comparée, de Charles Oberthür. 1909.
—, Die alternative und diskontinuierliche Vererbung von Aglia tau und deren Mutationen. Deutsch. entom. Nationalbibliothek. **1.** 1910.
—, Chaerocampa elpenor ab, daubi und Mitteilungen über Mutationen an Aglia tau. Iris. **24.** 1910.
Staples-Browne, R., Note on the heredity in Pigeons. Proc. Zool. Soc. London. **2.** 1905.
—, On the Inheritance of Colour in Domestic Pigeons, with special reference to reversion. Proc. Zool. Soc. London. 1908.
Steinach, E., Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane, insbesondere der akzessorischen Geschlechtsdrüsen. Arch. f. d. ges. Phys. **56.** 1894.
—, Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. Zentralbl. f. Physiol. **24.** 1910.
Steinbrück, H., Über die Bastardbildung bei Strongylocentrotus lividus (♂) und Sphaerechinus granularis (♀). Arch. f. Entwm. 1902.
Steuer, Ad., Der gegenwärtige Stand der Frage über die Variationen bei Artemia salina Leach. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. 1903.
*—, Planktonkunde. Leipzig 1910.

Stevens, N. M., Study of the Germ-cells of Aphis rosae and Aphis oenotherae. Journ. Exp. Zool. 1905.

—, Studies in Spermatogenesis with especial reference to the accessory chromosome. Carnegie Institution Publications. Washington 1905.

—, do. Part II, with reference to sex Determination. Ibid. 1906.

—, An unpaired chromosome in the Aphids. Journ. Exp. Zool. **6.** 1909.

Stolc, A., Versuche betreffend die Frage, ob sich auf ungeschlechtlichem Wege die durch mechanischen Eingriff oder das Milieu erworbenen Eigenschaften vererben. Arch. f. Entwm. **15.** 1903.

Strasburger, Ed., Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen. 1884.

—, Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. Jahrb. f. wiss. Botan. 1907.

—, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908.

—, Histologische Beiträge. Heft 7: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. 1909.

—, Das weitere Schicksal meiner isolierten weiblichen Mercurialis annua-Pflanzen. Zeitschr. f. Bot. **1.** 1909.

*—, Über geschlechtsbestimmende Ursachen. Jahrb. f. wiss. Bot. **48.** 1910. (Dort auch Zitate der früheren Arbeiten des Verf.).

—, Chromosomenzahl. Flora. **100.** 1910.

Strohl, Die Biologie des Polyphemus pediculus und die Generationszyklen der Cladoceren. Zool. Anz. **32.** 1907.

—, Polyphemusbiologie, Cladocereneier und Kernplasmarelation. Intern. Revue d. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. **1.** 1908.

Struthers, On Variation in the Number of Fingers and Toes. Edinburgh New Phil. Journ. 1863.

Sumner, F. B., Some effects of external conditions upon the white mouse. Journ. of Exp. Zool. **7.** 1909.

—, The reappearance in the offspring of artificially produced parental modifications. Amer. Nat. **44.** 1910.

—, An experimental Study of Somatic modifications and their Reappearance in the offspring. Arch. f. Entwm. **30.** 1910. B.

Sutton, W. S., On the Morphology of the Chromosome group in Brachystola magna. Biol. Bull. **4.** 1902.

Tandler, J. und S. Grosz, Über den Einfluß der Kastration auf den Organismus. Arch. f. Entwm. **30.** 1910.

Tennent, D. H., The Dominance of Maternal or of Paternal Characters in Echinoderm Hybrids. Arch. f. Entwm. **29.** 1910.

*Thomson, A., Heredity. London 1908.

Tischler, G., Über Embryosack-Obliterationen bei Bastardpflanzen. Beih. z. Bot. Zentralbl. **15.** 1903.

—, Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellf. **1.** 1908.

Tischler, G., Untersuchungen über die Entwicklung des Bananenpollens. Arch. f. Zellf. **5.** 1910.

Tower, W. L., An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution Publications. Washington, **48.** 1906.

—, The Determination of dominance and the Modification of Behavior in Alternative (Mendelian) Inheritance, by Conditions surrounding or incident upon the Germ-cells at fertilization. Biol. Bull. **18.** 1910.

Toyama, Studies on the Hybridology of insects: I. On some silkworm crosses, with special reference to Mendel's laws of heredity. Bull. of the college of agriculture. Tokyo University. **7.** 1906.

—, Mendel's laws of heredity as applied to the Silkworm Crosses. Biol. Zentralbl. **26.** 1906.

—, A sport of the Silkworm and its Heredity Behaviour. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **1.** 1909.

Tschermak, E., Über künstliche Kreuzung bei Pisum sativum. Zeitschr. f. d. landwirtschaftl. Versuchsw. in Österreich, **3.** 1900.

—, Über Züchtung neuer Getreiderassen mittels künstlicher Kreuzung. Ibid. **4.** 1901.

—, Weitere Beiträge über Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **19.** 1901.

—, Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1903.

—, Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Zeitschr. f. d. Landwirtsch. Versuchsw. in Österreich. 1904.

*—, Der moderne Stand des Vererbungsproblems. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **5.** 1908.

—, Die Mendelsche Lehre und die Galtonsche Theorie vom Ahnenerbe. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **2.** 1905.

—, Kreuzungszüchtung des Getreides und die Frage nach den Ursachen der Mutation. Monatshefte f. Landw. 1908.

*—, Der moderne Stand der Kreuzungszüchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Vortrag, gehalten in der Ökonomischen Gesellschaft im Königr. Sachsen zu Dresden. 1909.

—, W., Über den Einfluß der Bastardierung auf Form, Farbe und Zeichnung der Kanarieneier. Biol. Zentralbl. **30.** 1910.

*Tutt, J. W., A natural History of the British Lepidoptera. A Textbook for Students and collectors. London, Berlin 1902 u. 1906.

Tyzzer, E. E., A Study of Inheritance in Mice with Reference to their Susceptibility to transplantable Tumors. Journ. of Medic. Research. **21.** 1910.

Vernon, H. N., The effects of the environment on the development of Echinoderm Larvae. Phil. Trans. Roy. Soc. London. **186.** 1895.

—, The Relation between the Hybrid and the Parent Forms of Echinoid Larvae. Proc. Roy. Soc. **63.** 1898.

Vernon, H. N. The Relation between the Hybrid and the Parent Forms of Echinoid Larvae. Phil. Trans. Roy. Soc. B. **190.** 1898.
—, Cross Fertilisation among Echinoids. Arch. f. Entwm. **9.** 1900.
*—, Variation in Animals and Plants. 1907.
Viré, A., Sur quelques expériences effectués au laboratoire du Museum d'Histoire naturelle. **138.** 1904.
Vöchting, H., Die Transplantation am Pflanzenkörper. 1892.
Voris, J. H., Material for the study of the variation of Pimapheles notatus etc. Proc. Indiana Ac. Sc. 1899.
Vries, H. de, Intracelluläre Pangenesis. Jena 1889.
—, Über halbe Galtonkurven als Zeichen diskontinuierlicher Variation. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **12.** 1894.
—, Eine zweigipflige Variationskurve. Arch. f. Entwm. **2.** 1895.
—, Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **18.** 1900.
—, Die Mutationen und die Mutationsperioden bei der Entstehung der Arten. Vortrag. 1901.
*—, Die Mutationstheorie. 2 Bde. 1901—03.
*—, Species and Varieties, their Origin by Mutation. 1905.
*—, Die Svalöfer Methode zur Veredelung landwirtschaftlicher Kulturgewächse und ihre Bedeutung für die Selektionstheorie. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **3.** 1906.
—, On Twin Hybrids. Bot. Gaz. **94.** 1907.
—, Über die Zwillingsbastarde von Oenothera nanella. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1908.
—, Bastarde von Oenothera gigas. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1908.
*—, Pflanzenzüchtung. Übers. v. A. Steffen. Berlin 1908.
—, On triple Hybrids. Bot. Gaz. 1909.
—, Über doppeltreciproke Bastarde von Oenothera biennis L. und O. muricata L. Biol. Centralbl. **31.** 1911.
Waldow von Wahl, H., Fruchtbare Maultiere. Jahrb. f. wiss. u. prakt. Tierzucht (R. Müller). 1907.
Weinberg, W., Über Vererbungsgesetze beim Menschen. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **1.** 1909.
—, Die Anlage zur Mehrlingsgeburt beim Menschen und ihre Vererbung. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **6.** 1909.
Weismann, A., Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1876. 1877. 1878. 1879. Separat Leipzig 1876—79.
—, Über den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. In: Studien der Deszendenztheorie. Leipzig 1875.
—, Über die letzten Ursachen der Transmutation. In: Studien der Deszendenztheorie. Leipzig 1876.
—, Vermeintliche botanische Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften. 1888. (Aufs. üb. Vererb. 1892 A.)
—, Über die Hypothese einer Vererbung von Verletzungen. (Aufs. üb. Vererb. 1892 A.)

Weismann, A., Das Keimplasma. Jena 1892.
—, Neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Zool. Jahrb. 1895.
*—, Vorträge über Deszendenztheorie. Jena 1902.
—, Richard Semons »Mneme« und die »Vererbung erworbener Eigenschaften«. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. **3.** 1906.
—, Die Selektionstheorie. Eine Untersuchung. 1909.
—, u. C. Ishikawa, Über die Parakopulation im Daphnidenei. Zool. Jahrb. f. Anat. **4.** 1889.
Weldon, W. F. R., On certain Correlated Variations in Carcinus maenas. Proc. Roy. Soc. London. 1894.
—, Report of the Committee for Conducting Statistical Inquiries into the Measurable Characteristics of Plants and Animals. (Part I: An Attempt to measure the Death-rate due to Selective Destruction of Carcinus maenas with Respect to a Particular Dimension. Proc. Roy. Soc. London. **62.** 1895.)
—, Address to the Zoological Section of the British Association for the Advancement of Science. 1898.
Wesenberg-Lund, Plankton Investigations of the Danish Lakes. General Part: The Baltic Freshwater Plankton, its Origin and Variations. 1908.
Westphal, C., Über künstliche Erzeugung von Epilepsie bei Meerschweinchen. Berl. klin. Wochenschr. 1871.
*Wettstein, R. von, Über direkte Anpassung. Vortrag, gehalten in der Kaiserl. Akademie der Wiss. zu Wien. 1902.
—, Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus. 1903.
—, Die Erblichkeit der Merkmale von Knospenmutationen. Aschersons-Festschrift. 1904.
—, Über zwei bemerkenswerte Mutationen bei europäischen Alpenpflanzen. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **1.** 1908.
Wheeler, W. M., The origin of female and workers from the eggs of parthenogenetic workers. Science. **18.** 1903.
Wheldale, M., Inheritance of Flower Colour in Antirrhinum majus. Proc. Roy. Soc. 1907.
—, The colours and Pigments of Flowers with special Reference to Genetics. Proc. Roy. Soc. **81.**
—, Die Vererbung der Blütenfarbe bei Antirrhinum majus. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **3.** 1910.
—, Plant oxydases and the chemical interrelationship of colour varieties. Prog. rei bot. **3.** 1910.
Whitney, D., Determination of Sex in Hydatina senta. Journ. Exp. Zool. **4.** 1907.
—, Observations on the maturation stages of the parthenogenetic and sexual eggs of Hydatina senta. Journ. Exp. Zool. **6.** 1909.
Wichura, M., Die Bastardbefruchtung im Pflanzenreich, erläutert an den Bastarden der Weiden. 1865.

Wilckens, M., Untersuchung über das Geschlechtsverhältnis und die Ursachen der Geschlechtsbildung bei Haustieren. Landw. Jahrb. **15.** 1886.

Wille, N., Über die Schübelerschen Anschauungen in betreff der Veränderungen der Pflanzen in nördlichen Breiten. Biol. Zentralbl. **25.** 1905.

*Wilson, E. B., The Cell in Development and Inheritance. New York and London 1900.

—, Studies on Chromosomes. I. The Behaviour of the Idiochromosomes in Hemiptera. Journ. Exp. Zool. **2.** 1905.

—, Studies on Chromosomes. II. The paired Microchromosomes, Idiochromosomes and Heterotropic Chromosomes in Hemiptera. Ibid. **2.** 1905.

—, Studies on Chromosomes. III. The sexual differences of the Chromosomes-groups in Hemiptera, with some considerations on the determination and inheritance of sex. Ibid. **3.** 1906.

—, Note on the Chromosome-groups of Metapodius and Banasa. Biol. Bull. **12.** 1907.

—, Recent researches on the determination and inheritance of sex. Science, N. S. **29.** 1909.

—, Secondary Chromosome-couplings and the sexual relations in Abraxas. Science, N. S. **29.** 1909.

*—, The Chromosomes in Relation to the determination of sex. Science Progr. **16.** 1910.

—, Studies on Chromosomes. Journ. Exp. Zool. **9.** 1910.

Wilson, J., Mendelian Characters among Short-horn Cattle. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. **11.** 1908.

—, The Inheritance of Coat-Colour in Horses. Sci. Proc. Roy. Dublin Soc., N. S. **11.** 1910.

Winkler, H., Solanum tubingense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1908.

—, Weitere Untersuchungen über Pfropfbastarde. Zeitschr. f. Bot. 1909.

—, Über die Nachkommenschaft der Solanum-Pfropfbastarde und die Chromosomenzahl ihrer Keimzellen. Zeitschr. f. Bot. 1910.

—, Über das Wesen der Pfropfbastarde. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **28.** 1910.

Wolf, F., Über Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen von Bacillus prodigiosus and anderen Schizophyten. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbungsl. **2.**. 1909.

Woltereck, R., Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1908.

—, Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Unterschiede der Daphniden. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1909.

Wood, T. B., Note on the inheritance of horns and face colour in sheep. Journ. Agricultural Science. 1906.

Woodruff, L. L., Two thousand generations of Paramecium. Arch. f. Protistenk. **21.** 1911.

Yule, G. U., Mendel's Laws and their probable relations to intra-racial Heredity. New Phytologist. 1902.

Yung, E., Les facteurs determinant le sexe. Revue de morale sociale. 1900.

Zederbauer, E., Variationsrichtungen der Nadelhölzer. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. **1.** 1907.

—, Versuche über Vererbung erworbener Eigenschaften bei Capsella bursa pastoris. Österr. Bot. Zeitschr. 1908.

Ziegler, E., Können erworbene pathologische Eigenschaften vererbt werden und wie entstehen erbliche Krankheiten und Mißbildungen? Zieglers Beitr. z. pathol. Anat. u. Phys. 1886.

*Ziegler, H. E., Die Vererbungslehre in der Biologie. 1905.

—, Die Erklärung der Mendelschen Regel. Zool. Anz. **33.** 1908.

*—, Die Streitfrage der Vererbungslehre (Lamarckismus oder Weismannismus). Naturwiss. Wochenschr., N. F. **9.** 1910.

Register.

Aberrationen 46.
Abraxas grossulariata 51, 346, 396, 401, 412, 418.
Acerina-Perca-Bastarde 350.
Acholla 409.
Adam 354.
Aegilops ovata 330.
Aequationsteilung 383.
Ageniaspis 436.
Aglia tau 251, 278, 285, 286, 288, 290, 312, 345, 347.
Ahnenerbe, Gesetz vom 103, 104.
Akklimatisationsexperimente 44.
Albinismus 41, 42, 51, 55, 69, 452.
Albino 291.
Algen 452.
Allelomorphe 245.
Allelomorphismus, falscher 309, 414, 415.
Allen 41, 43.
Alpine Fichten 209.
Alpine Lärchen 209.
Alytes obstetricans s. Geburtshelferkröte.
Amblystoma tigrinum s. auch Axolotl 48, 205.
Ameisen 410.
Amma 190.
Amphibien 191.
Amphidasys betularius 147.
Amphimixis 64.
Amphioxus 56.
Anasa tristis 403.
Anas boschas 331.
Anconschaf 148, 345.
Andalusierhühner 258, 269, 301.
Angiostoma nigrovenosum 421.
Anthocyan 291.
Antirrhinum majus 313, 315, 316.
Antirrhinum majus, gelbblättrige (aurea) Sippe von 345.
Anuraea cochlearis 70.
Aphiden 443, 450.
Arctia caja 165, 179.
Arenander 152, 153.
Aristoteles 151.
Artbastarde 320, 321, 340, 350.
Artemia salina 431.
Ascaris megalocephala 189, 406.
Ascidien 57, 195, 199.
Atavismen 284.
Augen, Rückbildung 186.
Auswahl bei der Heirat 99.
— geschlechtliche 73.
Axolotl 48, 205, 208, 210, 224, 318.

Baehr, v. 407.
Baltzer 263, 406.
Bandwürmer 191.
Bankivahuhn 232, 401.
Bantamhuhn 231.
Barfurth 225.
Bastarde, goneokline 230.
— Biologie der 349.
— intermediäre 254.
Bateson 4, 37, 92, 107, 108, 140, 171, 233, 236, 246, 248, 249, 250, 254, 258, 265, 270, 276, 284, 286, 288, 289, 293, 295, 296, 299, 307, 308, 309, 317, 339, 348, 386, 400, 401, 415, 426.
Bateson und Punnett 397.
Bauhin 142.
Baur 315, 316, 345, 360, 361, 363, 364, 384.
Beauchamp 440.
Beebe 48.
Befruchtung 5, 9.
— selektive 411.
Begonienblatt 191.
Berberis vulgaris var. atropurpurea 144.

Berberitze 144.
Biaiometamorphose 43.
Biene 408, 409, 412, 433.
Biffen 276.
Binomialkurve 35.
Binomische Formel 23.
Biometrik 97.
Biotypus 115.
Birkenspanner 147.
Biston hirtarius 51, 322.
Bizzarria 355.
Blakeslee 428.
Blankinship 93.
Blaringhem 172, 219, 222.
Blatta 424.
Blutbuche 144.
Bohnen 33, 37, 117, 299, 301, 313, 347.
— Mutationen bei 174.
Bonhote 331.
Bordage 209.
Bouin 195.
Boveri 17, 189, 261, 263, 372, 390, 406, 421.
Brachydaktylie 247, 282.
Bravaissche Formel 77.
Bredahuhn 288.
Bryonia 394.
— dioica 426.
Bryozoen 191.
Buchner 190.
Bufo lentiginosus 430.
Bulldogge 233.
Bumpus 59, 67, 183.
Burbank 145, 146, 249, 329, 343, 350.

Calkins 453.
Callimorpha 247, 255.
Capsella 344.
Carcinus maenas 92.
Cardium edule 37.
Castle 65, 199, 315, 333, 339, 385, 417.
Centrosom 8.
Cerion glans 40.
Chaerocampa elpenor 146.
Chalcididen 436.
Chauvin, Marie von 48, 205, 206, 210, 217, 224.
Chelidonium laciniatum 141.
— majus 141.
Child 191.
Chimären 351, 357, 390, 391.
Chromatophorenfarbe 249.
Chromogen 290.
Chromosom, akzessorisches 402.
Chromosomen 8, 17, 188, 263, 364, 367.
Chromosomen als Träger der erblichen Eigenschaften 9.
— Herleitung der Mendelschen Zahlen aus dem Verhalten der 378.
— in den Geschlechtszellen muticrender Pflanzen 170.
— Qualitätsunterschiede 13.
— väterliche und mütterliche 374.
— Zahl der 10, 378.
Chromosomengarnitur 373.
Chrysanthemum segetum 88, 145.
Cieslar 209.
Citrusarten 355.
Clavellina 6, 191.
Coloradokäfer 21, 25, 39, 42, 53, 54, 65, 130, 131, 134, 147, 162, 164, 165, 171, 180, 209, 220, 222, 254, 259, 321, 330, 340, 348.
Conjugation 64.
Conklin 195.
Correns 108, 233, 236, 250, 254, 277, 284, 345, 384, 395, 426.
Coutagne 249, 270.
Crataegomespilus 354, 364.
Cuénot 284, 290, 291, 424, 433, 431, 432.
Cunningham 82.
Cyanura cristata 41.
Cyklomorphose 38, 64, 70.
Cypresse 144.
Cytisus Adami 353, 359, 364.

Dachshund 105.
Daphnien 38, 53, 67, 70, 126, 131, 225, 443, 445.
Darbishire 109, 250, 266.
Darwin 1, 2, 3, 19, 32, 36, 50, 64, 69, 73, 75, 106, 110, 111, 114, 137, 138, 139, 140, 141, 148, 151, 155, 183, 184, 186, 201, 228, 230, 231, 232, 233, 246, 252, 258, 284, 286, 301, 388, 430.

Davenport 32, 41, 93, 250, 253, 258, 259.
Davenport, G. u. C. 339.
Deilephila euphorbiae 326, 328.
— vespertilio 328.
Delage 409.
Delboeufs Gesetz 161.
Delcourt 225.
Determinanten 115, 138, 187.
Detto 220.
Didymozoon 428.
Dihybridismus 270, 275.
Dimorphismus des Artcharakters 391.
— fester 94.
— sexueller 46, 52.
— zweier Rassen 92.
Dimorphoteca pluvialis 394.
Dinophilus 436, 440, 441.
Dipsacus sylvestris 94, 179.
Diskontinuität der Arten 140.
Divergenz 73.
Dominanz 261, 264.
— echte 246.
— fluktuierende 258.
— unreine 250.
Dominanzwechsel 252, 258.
Doncaster 264, 412, 415, 419.
— und Raynor 396.
Dorfmeister 45, 165, 166.
Dorkinghuhn, fünfzehiges 231.
Doppelbefruchtung 391.
Draba verna 130.
Dreifachbastarde 328.
Drosophila 65, 169, 225, 346, 396, 398, 419.
Dunbar 65.
Duncker 28, 32, 59, 79, 86.
Durchschlagskraft 230.
Durham, Miss 249, 290, 291, 297, 298, 315, 401.
Dzierzon 408, 433.

East 321, 350.
Echinodermen, Larven von 261.
Echinus 57, 66, 262.
Edwards 165.
Ehrlich 229.
Einheitseigenschaften 138.
Einhuferschwein 150, 231, 345.
Eier im Hoden 424.
Eizelle 5, 6, 9.
Elementare Arten 130.
Elternmittel 98.
Endosperm 277.
Enriques 74.
Enten 331.
Entenartbastarde 333.
Entwicklungsmechanik 3, 78.
Epicnaptera tremulifolia 47.
Epistasis 289.
Erbeinheiten 5, 239.
— Kombination von 229.
Erbformeln 313.
Erbliche Veränderungen im Gefolge von Verwundungen 219.
Erblichkeitszahl 102, 118.
Erbmasse 12, 138, 168, 224.
Erbsen 117, 247, 266, 309, 313.
Erbsenkamm 247.
Erbträger in der Zelle, Lokalisation der 384.
Erophila verna 172.
Eunuchen 301, 389.
Euschistus 406.
Ewart 173, 228, 324, 328.

Farabee 283.
Farbenblindheit 401.
Farbferment 290.
Fasan 301, 388.
Fasanenkreuzungen 330.
Fasziation 94.
Fehler, mittlerer
Felchen 130.
Felstaube 232, 285.
Fettsteißschaf 323.
Feuersalamander 222.
Fibonaccireihe 68.
Fische, Schuppenzahlen 24.
Fischer 220, 221.
Fischer, E. 165, 166, 179.
Fledermausschwärmer 328.
Fluktuation 177.
Fluktuationen in der Erscheinung des dominierenden Merkmals 252.
Focke 230.
Forficula 92.
Formenkette, geographische 40.
Fortpflanzung, parthenogenetische 126.

Fortpflanzung, ungeschlechtliche 5, 126.
Fortpflanzungsart, Variationen der gesamten 216.
Fortpflanzungsinstinkt, Veränderung eines 207.
Frischholz 452.
Frosch 430, 434, 441, 442.
— Geschlechtsentwicklung 422.
Frösche, Daumenschwielen 194.
Fruchtbarkeit 136.
Fuchs, kleiner 46.
Fußsohlenhaut menschlicher Embryonen 202.

Gärtner 230.
Gager 169, 170.
Gallus bankiva 296.
Gallwespe 412.
Galton 36, 74, 78, 80, 98, 99, 100, 102, 105, 106, 108, 109, 110, 112, 114, 116, 121, 137, 183, 366.
— Mottenversuche 112.
— Zufallkurve 35.
Galtons Gesetz vom Rückschlag und Ahnenerbe 97.
— Zufallapparat 48.
Gameten 5.
Gametenkoppelung 307.
Gartenschnecke s. Helix.
Gartenvarietäten 144.
Gates 170, 171, 252.
Gaußsches Fehlergesetz 35.
Gebrauch und Nichtgebrauch, Wirkung von 185, 201, 220.
Geburtshelferkröte 206, 207, 253.
Gene 5, 138, 187.
Generationszyklen, Ursachen der 421, 443.
Genetik 4.
Genotypus 115, 244.
Germinalselektion 69.
Gerste 117.
— Schartigkeit der 117.
Geschlecht als Erbeigenschaft 387.
— als mendelnde Eigenschaft 312, 385.
Geschlechtsbestimmung, Statistik 432.
Geschlechtsbestimmung, Zeitpunkt 429.
Geschlechtscharaktere, sekundäre 52, 194, 301, 386, 422; s. auch Sexualcharaktere.
— Verhältnis der Geschlechtsdrüsen zu 192.
— mendelnde 393.
Geschlechtsdifferenzen, äußere 193.
Geschlechtsdimorphismus 93, 94, 391.
Geschlechtsdrüsen, innere Sekretion 195.
Geschlechtsverhältnis, normales 430.
Geschlechtszellen 5, 365.
Getreide 123, 313.
Giard 92, 253, 387.
Godlewsky 263.
Godron 145, 330.
Göbel 43, 75, 197, 210, 426.
Goldfasan 322.
Goldregen 353.
Goldschmidt 190.
Goodale 400, 401.
Gracilaria stigmatella 204.
Gregarine 92.
Grégoire 372.
Groß 345, 381.
Größendifferenz nördlicher gegenüber südlichen Tieren 41.
Guignard 278.
Gulick 417.
Guthrie 198, 200, 212.
Gynandromorphismus 390.

Haase 127.
Häcker 68, 318, 319.
Hagedoorn 345, 400, 401.
Hafer 305.
Halbesel 173.
Halbrassen 225.
Halicore 202.
Hanel 127.
Hansen 197.
Hasen-Kaninchenkreuzungen 330.
Haustierrassen 248.
Hays 123.
Heape 200.
Hefferan 24.
Hegner 193.

Heider 373.
Heidschnucken 150.
Heincke 82, 131, 132.
Helix 41, 44, 177, 180, 181, 210, 248, 254, 267, 321.
— linksgewunden 214.
Helmpotenz 67.
Helweg 80.
Henking 402.
Herbst 264.
Hering, O. 227.
Heringsrassen 82, 83, 132.
Hermaphroditen mit Protandrie.
— mit Zwergmännchen 428.
Hermaphroditismus 422.
Hermaphroditismus, akzidenteller 424.
Hertwig, O. und R. 261.
Hertwig, R., 206, 408, 422, 434, 441, 442, 444, 448, 451, 452, 453.
Herzmuscheln 37.
Heterogenesis 141.
Heterozygote 249.
Hieraciumarten 209.
Himbeeren-Brombeerenbastarde 329.
Hipponoe 264.
Hirngewicht 28.
Hirsch 192.
Hofer 130.
Homogamie 73.
Homozygote 249.
Hornlosigkeit 174.
Houssay 224.
Hühner 51, 136, 195, 196, 224, 247, 253, 254, 295, 299, 301, 313, 347.
Hühner, Brutinstinkt 247.
Hühnerkämme 286, 309.
Hühnerrassen, Extrazehe bei vierzehigen 174, 251, 252.
— kurzsteißige 139, 248, 252.
— weißrezessive 249.
Huhn, hahnenfedriges 389.
— polnisches 75.
Hunde, schwanzlose 139.
Hungerblümchen 172.
Hurst 236.
Hybridatavismus 284.
Hybridmutationen 171.
Hydatina senta 409, 449.
Hydra 127, 452.
Jacobson 304.
Janczewski 329.
Idiosynkrasie, individuelle 252.
Jennings 58, 89, 127, 129, 197.
— und Hargitt 128.
Imaginalscheiben 194.
Immunität, erbliche 196.
Inachus 387, 389.
Individualpotenz 126, 153, 259.
Infusorien 19, 197, 452, 453.
Instinktvariationen 202, 220.
Johannisbeerenbastarde 329.
Johannsen 5, 30, 37, 38, 72, 79, 88, 92, 102, 107, 108, 114, 115, 116, 117, 118, 124, 130, 132, 137, 138, 145, 155, 174, 179, 184, 235, 366.
Isolationsindex 93.
Issakowitsch 445.
Ivanoff 323.

Kahle 190.
Kaktee 43.
Kaktus, stachelloser 343.
Kammerer 199, 206, 207, 211, 213, 216, 217, 218, 222, 224, 253, 350.
Kampf ums Dasein 2.
Kanarien 51, 396, 401.
Kaninchen 199, 200, 247, 248, 254, 313, 344, 442.
Kaninchen, Ohrenlänge beim 252, 333, 337.
Kartoffelsorten 350.
Karyokinese 6.
Kastrat 192; s. auch Eunuch.
Kastration, parasitäre 93, 387.
Kategorien, systematische 138.
Katzen 75, 248, 396.
— schwanzlose 139.
Keilhack 445.
Keimbahn 189, 373.
Keimesvariationen 64.
Keimplasma 33, 187, 202.
Kellogg 192, 249, 252, 253, 270.
Kerner von Marilaun 329.
Kernplasmarelation 408, 453.
King 430.
Kirschlorbeer 20.
Klassenvarianten 24.
Klebs 60, 63, 69, 70, 96, 172, 210, 214, 219, 222, 453.

Klee, Blättchenzahl beim 225.
Knight 230.
Knospenvariationen 155.
Koch 452.
Kölreuter 230.
Königfasan 322.
Kollektivsymmetrie 79.
Kombinationsschema 241.
Kontinuität des Keimplasma 188.
Kopec 192.
Koppelung s. Gametenkoppelung.
Kornblume, gelbe 88; s. auch Chrysanthemum.
Korrelation 74, 308.
— bei Bastardierung 309.
— graphischer Ausdruck für 101.
Korrelationskoeffizient 77.
Korrelationstabelle 75.
Korschelt 436.
Korschinsky 140.
Krabben 67, 81, 301, 387, 423; s. auch Inachus.
Krapfenbauer 452.
Kreuzungen, reziproke 254.
Kryptomerie 284.
Kükenthal 202.
Künkel 177.
Kuh 301.
Kupelwieser 263.
Kurvengipfel 28.
Kuschakewitsch 191, 422, 442.
Kuttner 445.

Lamarck 185, 186.
Lamarckismus 201.
Lambotte 145.
Landschnecke, celebensische 41.
Lang 110, 121, 134, 177, 179, 181, 210, 220, 253, 254, 267, 269, 321, 322, 335, 337, 339.
Langhans 451.
Lasiocampa quercus 51, 52.
Latenz 284, 285, 289.
Latenz, geschlechtliche 301.
Lathyrus odoratus 98, 296, 299, 308, 309.
Lathyrus, Samengröße 102.
Latrodectes mactans 430.
Lauterborn 70, 449.
Lebenslage 112.
Lebenslage, Beeinflussung der Organisation durch ihre Veränderung 208.
— diskontinuierliche Verschiedenheit der 68.
— veränderte 37.
— und reine Linien 121.
Lebenslagevarianten, auf experimentellem Wege erzeugte 44.
Lebenslagevariation 40, 43, 87, 92, 130, 208.
— in der Entwicklung 56.
Lebenslagevariationen, Erblichkeit 209.
Leche 202.
Le Couteur 123.
Lee 65.
Lenhossek 430.
Leporiden 330; s. auch Hasenkaninchen.
Leptinotarsa s. Coloradokäfer.
Leydig 41.
Lidforss 171.
Liebespfeil von Helix 322.
Limnophila heterophylla 43, 48.
Linaria vulgaris 179.
Linné 137, 320.
Lithomastix 436.
Littorina littorea 59, 183.
Lock 109, 236, 269.
Löwenmaul s. Antirrhinum majus.
Lokalrassen 46, 130.
Lotsy 43, 179, 171, 219.
Ludwig 32, 68, 69.
Luxurieren, Bastarde 349.
Lychnis 395.
Lygaeus 406.
Lymantria dispar 51, 52, 192.
Lymantria monacha s. Nonne.

Mc Clendon 445.
Mc Clung 402.
Mc Cracken 173.
Mc Curdy u. Castle 341.
Mc Dougal 158, 160, 169, 209.
Macfarlane 364.
Mc Leod 68.
Macrodactylus subspinosus 430.
Mäuse 218, 225, 247, 249, 289, 291, 297, 309, 313, 323, 344, 345, 418.

Mais 219, 254, 277.
v. Malsen 441.
Manxkatzen 247, 252.
Marchal 410, 426.
Matschie 130.
Mauchampschaf 149.
Maulesel 324.
Maultier 325, 328, 350.
Maupas 408, 449, 451.
Medicago intermedia 329.
Meerschweinchen 313, 344.
De Meijere 304, 392.
Meisenheimer 192, 194, 393.
Melandryum 395.
Melanin 291.
Melaninpigmente, weiße 249.
Melanismus 41, 42, 51, 55, 69, 215, 248, 282, 344, 452.
Melasoma scripta, schwarze Mutation des Blattkäfers 173.
Mendel 3, 107, 108, 109, 178, 179, 207, 230, 232, 234, 235, 236, 237, 239, 241, 242, 245, 246, 247, 248, 250, 263, 264, 265, 266, 267, 275, 282, 284, 288, 302, 309, 317, 328, 330, 385, 416.
Mensch 10, 22, 65, 67, 74, 98, 116, 140, 179, 192, 282, 313, 396, 401, 430, 436.
Mercurialis annua 426.
Merinoschaf 149.
Merkmalspaare 234.
Micrococcus prodigiosus 197, 226.
Minusabweicher 29.
Mirabilis Jalapa 254.
Mirabilis jalapa albomaculata 384.
Mittelrassen 225.
Mittelwert 28.
Modifikation 177.
Moina 448.
Montgomery 49, 430.
Moose, Sporenbildung 402, 426, 419.
Morgan 169, 199, 319, 390, 398, 407, 419.
Morgan, Lloyd 177.
Mosaikbastarde 256, 347.
— abnorme 257.
Mulatte 339.
Multiple Embryonen 436.
Mutanten, Entfernung von der Stammform 174.
— Zahl der auftretenden 161.
Mutation durch direkte Einwirkung auf die Geschlechtszellen 220.
— nach Bastardierung 170, 420.
— orthogenetische 175.
— und Lebenslagevariation 164.
— und Variation 176.
— vegetative 172, 215.
— celluläre Ursache der 170.
Mutationen 3, 340, 346, 416, 418.
— der Oenothera 156.
— künstliche Erzeugung von 169, 219.
— partielle Erblichkeit 179.
— Ursache 164.
Mutationsperiode 161.
Mutationsprozente 163.
Mutationstheorie 139.

Nachtblindheit 401.
Nachtschatten 10, 357.
Nagelfleck 278.
Nägeli 209, 233.
Nagetiere 247.
Naudin 230, 232.
Nawaschin 278.
Nektarinen 155.
Nemec 426.
Neolamarckisten 209.
Nereis limbata 24.
Neuheiten, Auftreten bei Bastardierung 284.
Neuroterus 412, 415.
Nilsson 124.
Nilsson-Ehle 305, 307, 308, 319, 335, 339, 340, 341, 349.
Noll 354.
Nonne 21, 25, 29, 51, 67, 69, 91, 94, 112, 132, 162, 256, 396.
Noorduyn 401.
Nußbaum 194, 449, 451.

Oberhefe 197.
Oenothera 67, 156, 164, 169, 170, 171, 309, 346, 348.
Oenotheraarten, De Vries' Kreuzungen von 326.
— gigas 159.

Oenotheraarten, rubrinervis, Fruchtlänge von 52.
— scintillans 159.
— Variabilität der Fruchtlänge 112.
Okulierung 351.
Ortyx virginianus 41.
Ostwald 53.
Otterschaf 148.
Oudemans 192.

Pangene 115.
Papanikolau 72, 445, 446, 448.
Papilio hospiton 47.
— machaon 46, 47.
— memnon 94, 302, 391.
Pappelglucke 47.
Pappel, italienische 144.
Parallelinduktion 220.
Paramaecium 19, 58, 65, 73, 89, 127.
De Parana 228.
Parthenogenese 38, 263, 273.
— fakultative 410.
— gelegentliche 435.
Pathologische Charaktere 247.
Pauly 185.
Pearl 64, 65, 136, 255, 301, 400.
— und Surface 255.
Pearson 28, 32, 65, 67, 74, 92, 102, 103, 105, 108, 110, 111, 136.
— und Whiteley 79.
Pelargonium 361.
Pelorie 179.
Pelzmotte 196.
Pentadactylie 225.
Penzig 355.
Pérez 433.
Periklinalchimäre 361.
Periode, sensible 166, 168, 220.
Petalodie 215.
Peter 56, 57, 58, 66.
Petunien 145.
Pfau, schwarzschulteriger 153.
Pfeilwürmer 190.
Pferde, Traben der 247.
Pferd-Eselkreuzung 324.
Pferdespulwurm 10.
Pfirsichbäume 155.
Pflaume, kernlose 343.
Pflüger 422, 430, 441.
Pfropfung 351.
Pfropfbastarde 351, 353.
Phacochoerus 202.
Phaenotyen 244.
Phaenotypus 115.
— Verhältnis zu Genotypus 121.
Phratora vitellina 203.
Phylloxera 406, 417, 434, 435, 436, 438, 443.
Pictet 51, 224.
Pimapheles 25.
— notatus 24.
Pipilo erythrophthalmus 41.
Planktonorganismen 70.
— Sinkwiderstand der 53.
Plate 40, 161, 170, 173, 179, 184, 219, 225, 291, 313, 315, 348.
Plusabweicher 29.
Pluteuslarve, Skelett der 261.
Polydactylismus 179.
Polygnotus minutus 437.
Polygordius 56.
Population 18.
Portunion 92.
Potamobius 424.
Pott 152.
Prämutationsperiode 161.
Präpotenz, geschlechtliche 254.
Presence- und Absence-Theorie 248, 348, 414, 420.
Primel 301.
Primula sinensis 269.
— stellata 269.
— officinalis 68.
Protenor 406.
Protoplasma 6.
Przibram 82, 109, 218, 219.
Pseudoreduktion 370.
Punnett 235, 241, 269, 286, 293, 296, 309, 386, 450.
Pyrrhocoris 406.

Quaggahengst 228.
Quetelet 22, 23, 183.
Queteletsches Gesetz 23, 33.
— — Demonstration 34.
Quiscalus purpureus 41.

Radiolarien 68.
Raimannia odorata 169.
Ranunculus alpestris 168, 206.

Rassenbiologie 106.
Rassenhygiene 106.
Rassenidiosynkrasie 249.
Ratte 218, 293, 313, 323, 341.
Raupen 224.
Reaktionsfähigkeit auf Reize der Außenwelt 67.
Reaktionsnorm 67.
Reduktionsteilung 12, 403, 426.
Regression 118.
Regeneration 191, 194.
v. Reichenau 165.
Reichenbach 410.
Reifeteilungen 368, 370.
Reine Linien 118, 179, 223.
Reinheit der Gameten 239.
Rennpferde 222.
Reversion 284, 298.
Rhizocephala 301.
Rhododendron intermedium 329, 318.
Rhumbler 187.
Riddle 196.
Rimpau 126.
Rinder, hornlose 152.
Ritter 190.
Romanes 73.
Rosen 171.
Rosenkamm 247.
Rostempfänglichkeit bei Getreide 247.
Rotatorien 436, 443.
Rubus 309.
Rückschlag 100, 103, 298.
Russo 442.

Saatkrähe 202.
Sacculina 92, 387.
Saisondimorphismus 45.
Salamander 224.
— Farbvariationen beim 211.
Salamandra atra 216.
— maculosa 216.
Salpen 191.
Salvia horminum 292.
Samenzelle 5, 9.
Sarasin 41.
Saunders, Miss 293, 296, 299, 309.
Scardafella inca 48.
Schafe 396, 401.
v. Scharffenberg 445, 446.
Schaudinn 190.
Scheckungsfaktor 249.
Schlafbewegungen von Pflanzen 202.
Schlagenthin, Graf Arnim 165.
Schlanstedter Roggen 126, 223.
Schleip 421.
Schildkröten 196.
Schimmelpilze 428.
Schmetterlingsaberrationen 248.
Schmetterlinge, Temperaturexperimente an 72, 165, 221, 222.
— aus kastrierten Raupen 193.
Schmitt 422.
Schöllkraut 141.
Schröder 202.
Schultze, O. 432.
Schwalbenschwanz s. Papilio.
Schwammspinner 192; s. auch Lymantria dispar.
Schwarzpappel 144.
Scolopendrium vulgare 142.
Scott 159.
Sechsfingrigkeit beim Menschen 410, 247.
Sedum 60, 70, 96.
Seeliger 263.
Seeigel 5, 57, 66, 262.
Seeigeleier, kernlose 373.
Seidenhuhn 231, 247, 295, 410.
Seidenraupen 253.
— Sport der weißen oder blauen 173.
Seidenspinner 270.
— Kokonfarbe 249.
Sektorialchimäre 361.
Selektion s. Zuchtwahl.
Semon 201, 202, 219, 221, 227.
Sempervivum 60, 172, 214, 222, 350.
Settegast 149, 152, 154, 323.
Sexualität 72.
Sexualproblem und Bastardierungsexperiment 394.
Shireff 123.
Shull 169, 284, 299, 395, 408, 449, 450, 451.
Silvestri 190.
Simocephalus 447.
Simroth 165.

Sitowsky 196.
Skopzen 301.
Smith, G. 301, 386, 387, 423.
Sömmeringfasan 322.
Solanum lycopersicum 357.
— nigrum 357.
— tubingense 357.
Soma und Keimplasma, Gegensatz zwischen 188.
Spaltungsgesetz 265.
Sphaerechinus s. Seeigel.
Spillman 170.
Spinacia 219.
Spinnen 424, 436.
Sport 137, 139, 231.
Sports, Erhaltenbleiben in der Natur 163.
Sprenger 141.
Sprungvariationen 139.
Stachelbeerspanner s. Abraxas.
Stärkekörner 250.
Standardabweichung 29.
Standfuss 46, 165, 166 230, 251, 278, 345, 430.
Standorts-Variabilität oder geographische 40, 43.
Standortsvarietäten 130, 131.
Stechapfel 145.
Steinach 195.
Steinrück 263.
Stevens 402, 407.
Strasburger 355, 395, 407, 410, 426, 428.
Streuung 30.
Strohl 445.
Strongylocentrotus s. Seeigel.
Struthers 179.
Sturnella ludoviciana 41.
Stute des Lord Morton 228.
Sumner 218, 219.
Surface 400.
Svalöfer Prinzip der einmaligen Auswahl 124, 153.
Symmetrie, bilaterale 78.
Synapsis 368, 380.
Syngnathiden 86.
Syromastes 406.

Tagpfauenauge 46.
Tandler und Groß 302.
Taschenkrebs 92.
Tatusia 436.
Taube 75.
— Geschlechtsverhältnis 432.
Taubenkreuzungen 232.
Taufliege 169, 396.
Telegonie 227.
Temperaturaberrationen 46.
Temperaturexperimente an Schmetterlingen 45.
Temporalvariation 71.
Tennent 264.
Tetraden 368, 370.
Thompson 81.
Thomson 108.
Thury 441.
Tomate 10, 321, 357.
Tower 25, 39, 42, 54, 55, 65, 69, 74, 134, 147, 162, 163, 164, 181, 183, 166, 171, 172, 175, 176, 209, 211, 220, 221, 254 259, 321, 328, 340, 341, 348.
Toxopneustes 264.
Toyama 173, 249, 270, 391.
Transplantation 351.
Treppenkurve 27, 33.
Triton 389.
Tschermak 220, 233, 236, 284, 296, 299, 366.

Unfruchtbarkeit der Artbastarde 328, 350.

Vail 169, 171.
Vanessa io 46.
— levana 45, 47.
— prorsa 45.
— urticae 46.
Variabilität 19.
— Beziehungen der Ernährung zur 50.
— fluktuierende 19.
— kontinuierliche 21.
— eine Erscheinung der Ernährungsphysiologie 53.
— mathematische Analyse 32.
— kollektive 38, 39.
— Rolle der inneren Faktoren des Organismus für die fluktuierende 64.

Variabilität Ursachen 43.
— und zweigeschlechtige Fortpflanzung 64.
— variabler wie konstanter Organe 60.
— Veränderung in der 36.
— transgressive 90, 131.
Variabilitätsmaß 29.
Varianten, diskrete 24.
— erbliche 176.
Variation, diskontinuierliche 22, 140, 210, 222.
— Qualität der 68.
— Richtung der 68.
Variationen, erbliche 340.
— extreme 175.
— geographische 45.
— klimatische 46.
— Keimplasma 33.
Variationskoeffizient 31.
Variationskurve 25, 28.
— halbe 32.
— hochgipflige 32.
— schiefe 32.
— tiefgipflige 32.
— unsymmetrische 32.
— Verschiebung der 36, 52
— vielgipflige 68.
— zwei- und mehrgipflige 32, 87.
Variationspolygon 25.
Variationsreihe, Veränderung unter dem Einfluß äußerer Bedingungen 36.
Variationsstatistik 3, 29.
Varietäten, ständig umschlagende 318.
Vererbung als Erscheinung der Reizphysiologie 224.
— als Korrelation 80.
— erworbener Eigenschaften 184, 185.
— geschlechtsbegrenzte 312, 387, 396, 411, 418.
— celluläre Grundlagen der 367.
Vererbungsphänomene Gedächtnis 227.
Vermählungsauswahl 106.
Vermehrung, ungeschlechtliche 197.
Vernon 56, 57, 66, 67, 93, 264.
Vilmorin 118.
Viola 344.
Virago 389.
De Vries 3, 20, 33, 34, 52, 53, 67, 88, 94, 113, 123, 132, 141, 142, 145, 156, 158, 162, 163, 164, 169, 179, 183, 184, 222, 225, 233, 309, 330, 344, 348, 350.

Walnuß 350.
Walnußkamm 296.
Wanze 373.
Wanzen 409.
Warzenschwein 202.
Wasserblätter 43.
Wassertiere, Einfluß des Salzgehalts auf 37.
Weidenblattkäfer 203.
Weinberg 109.
Weinbergsschnecke, Linkswindung des Gehäuses 177, 179.
Weinland 448.
Weismann 33, 64 69, 115, 138, 165, 186, 187, 188, 190, 191, 192, 443, 444, 447.
Weizen 165, 307, 330, 335, 340.
Weldon 32, 67, 81, 92.
Wesenberg-Lund 70, 131.
Wespe 65, 412.
Wettstein 168, 206, 350.
Wheeler 410.
Wheldale 315.
Whitney 408, 449.
Wichura 230.
Wicke, spanische s. Lathyrus odorataus.
Wildschwein 51.
Wilson 373, 416.
Wilson, E. B. 402.
Windspiele 232.
Winkler 357, 358, 360, 361, 363, 364.
Wintereier 72.
Wolf 197, 226.
Wolfsmilchschwärmer 328.
Wood 401.
Woodruff 453.
Woltereck 38, 53, 67, 69, 127, 131, 147, 225, 445, 446, 447, 448, 451.
Wunderblume 254.

Xenie 278.
Xylotrupes 92.

Yule 32, 109.

Zaunrübe 394.
Zebra 173.
Zellenlehre in ihrer Beziehung zu den Vererbungserscheinungen 5.
Zellkern 6, 367.
Zell- und Kernverschmelzung, vegetative 360.
Zellsaftfarbe 249.
Ziege 51.
Ziegler 220.
Zuchtwahl 2, 18, 69, 80, 98, 106, 109, 112, 121, 132, 137, 183, 186, 341.
— innerhalb reiner Linien 119.
— neuschaffende Wirkung 110.
— und Variabilität beeinflussende Lebenslagefaktoren 112.
— verbunden mit guter Ernährung 112.
Zuchtwahlmethoden 126.
Zuckerrübe 79, 118.
Zugvögel 59.
Zwangsdrehung 94, 179.
Zwischenrassen 318.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.